

AUS DEM INSTITUT FÜR HISTOLOGIE UND EXPERIMENTELLE
BIOLOGIE DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Albrecht Meinel

1967

AUS DEM INSTITUT FÜR HISTOLOGIE UND EXPERIMENTELLE
BIOLOGIE DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Direktor: Prof. Dr. med. R. Bachmann

Lage-, Form- und Strukturentwicklung des
Subkommissuralorgans der weißen Ratte

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
verfaßt und einer Hohen Medizinischen Fakultät
der Ludwig - Maximilians - Universität zu München

vorgelegt von
Albrecht Meinel
aus
Wertheim/Main

Jahr
1967

Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München

Berichterstatter : Prof. Dr. Med. R. Bachmann

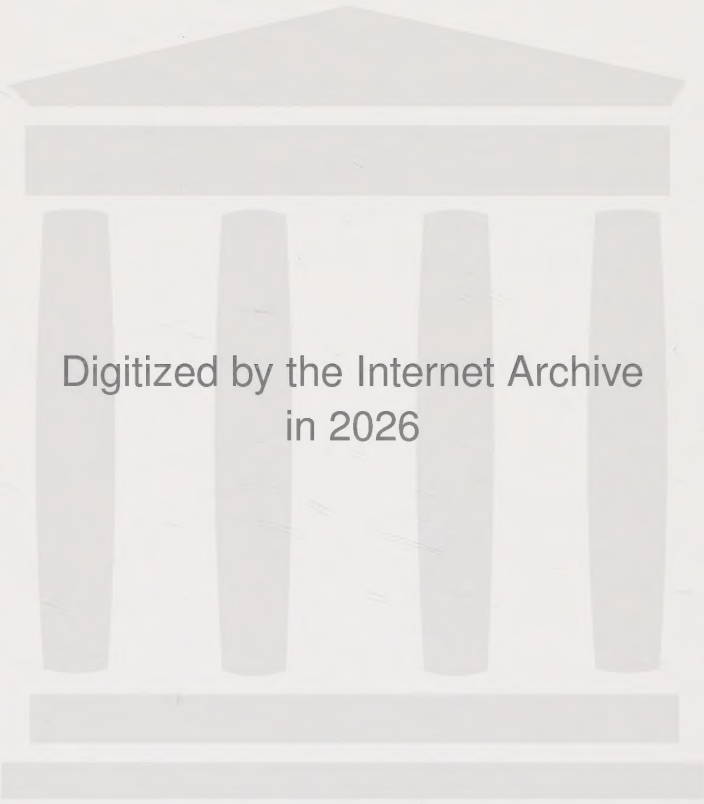
Mitberichterstatter : Prof. Dr. Med. O. Stockdorph

Dekan : Prof. Dr. Med. F. Holle

Tag der mündlichen Prüfung : 10. 10. 1967



Für die mir gestellte Aufgabe und ihre stete
Förderung, sowie für den großzügig ausgestat-
teten Arbeitsplatz bin ich Herrn Professor
BACHMANN zu besonderem Dank verpflichtet.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554023_0094

I n h a l t

Einleitung	Seite	2
Literaturübersicht	Seite	4
Material u. Methoden	Seite	17

H a u p t t e i l (Befunde)

A - Übersicht über das Subkommissuralorgan und seine Topo- und Morphogenese.	Seite	26
B - Topogenese des SCO	Seite	33
C - Morphogenese des SCO	Seite	43
D - Lage und Form des SCO	Seite	51
E - Befunde aus der Zyto- und Histogenese des SCO (Strukturentwicklung)	Seite	58
Diskussion	Seite	69
Zusammenfassung	Seite	76
Bibliographie	Seite	78

E i n l e i t u n g :

Das Subkommissuralorgan - eine spezifische Ependymdifferenzierung im Bereich der Commissura posterior - wird heute als "sekretorisches Gliaoorgan" (OKSCHE 1961) verstanden.

Die Geschichte der Untersuchungen an dieser Ependymdifferenzierung beginnt um die Jahrhundertwende. Um diese Zeit folgt auf die ersten, z. T. sehr genauen Beschreibungen, die aber alle als beziehungslose Einzelbefunde zu werten sind, das Kapitel der Bestandsaufnahme, die sich sowohl auf die Verbreitung innerhalb der Vertebratenreihe wie auf den strukturellen Aufbau dieser 1910 von DENDY und NICHOLLS als Subkommissuralorgan bezeichneten Ependymbesonderheit erstreckt. Dieser Abschnitt ist im wesentlichen 1925 mit den Untersuchungen KRABBE's abgeschlossen. Das bis dahin gewonnene Bild der bei fast allen Wirbeltieren zu findenden ependymalen und hypendymalen Zelldifferenzierung wird bis heute einer umfassenden Detailanalyse unterworfen, die durch die von STUTINSKY (1950) eingeführte und bald in zahlreichen Untersuchungen angewandte elektive Sekretdarstellung mit der Chromalaunhämatoxylinmethode (GOMORI 1941; BARGMANN 1949; BARGMANN und SCHIEBLER 1952; WISLOCKI und LEDUC 1952 u. a.) und durch die Elektronenmikroskopie (AFZELIUS und OLSSON 1957; ANDERSON 1961; LIN und DUNCAN 1961; MURAKAMI 1963; WETZSTEIN, SCHWINK und STANKA seit 1963 u. a.) wesentliche Fortschritte erfuhr. Nicht von diesen anatomischen Arbeiten zu trennen sind die aus ihnen hervorgegangenen funktionellen Deutungen, die sich nicht immer an

die Grenzen des anatomischen Aussagebereichs ("conclusions très limitées" = KRABBE 1925) halten und erst in neuerer Zeit gezielten experimentellen physiologischen Arbeiten Platz machen, in denen dem Subkommissuralorgan u. a. eine Aufgabe in der Regularisierung des Salz-Wasserhaushalts zuerkannt wird (WINGSTRAND 1953; GILBERT 1956; FARRELL und TAYLOR 1962; BENITO-ARRANZ 1962 a und b; PALKOVITS et al. seit 1960; LENYS, R. 1965 u. a.).

In den zahlreichen, dem Subkommissuralorgan in den letzten Jahren gewidmeten Arbeiten werden zytologische bzw. strukturelle und sich davon ableitende funktionelle Fragen bevorzugt behandelt (ausführliche Literaturzusammenstellung bei LENYS, R. 1965). Nicht zuletzt muß die Verfeinerung der histologischen Technik und Methode dafür verantwortlich gemacht werden, daß das Subkommissural o r g a n als Untersuchungsobjekt immer mehr der Subkommissural- z e l l e und ihren Bausteinen weichen mußte.

In der vorliegenden Arbeit möchten wir - auf dem Boden ontogenetischer Beobachtungen - einen Beitrag zum Verständnis der Lage und Form des Subkommissural o r g a n s der weißen Ratte geben. Der strukturelle Aufbau soll nur - soweit er im Rahmen der genannten Aufgabe von Bedeutung ist - am Rande behandelt werden.

L i t e r a t u r ü b e r s i c h t :

STIEDA (1870) beschreibt bei der Maus auf der unteren Oberfläche der hinteren Kommissur ein mehrschichtiges Epithel, dessen obere Lage aus Zylinderzellen bestehe. FULLIQUET (1886) weist in seiner Arbeit über das Gehirn von *Protopterus annectens* auf Spindelzellen hin, die er in der dorsalen Oberfläche des III.Ventrikels findet. RABL-RÜCKART (1887) sieht bei mehreren Reptilien und Amphibien besonders entwickelte, verlängerte Ependymzellen der hinteren Kommissur. In seiner Anatomie des Nervensystems (1895) verweist DEJERINE auf ein in der Nachbarschaft der hinteren Kommissur gelegenes mehrschichtiges Ependym. GAUPP (1897) findet beim Frosch im Dach des III.Ventrikels Ependymbesonderheiten.

1902 beschreibt der englische Zoologe DENDY bei Myxinenlarven eine unter der Commissura posterior (CP) gelegene epitheliale Ependymdifferenzierung, die Zilien tragende, hohe prismatische Zellen besitze. Er wird von vielen nachfolgenden Untersuchern als Erstbeschreiber angesehen. SARGENT (1903), der verschiedene Ichthyopsiden untersuchte, gibt der zusehends an Interesse gewinnenden Zellformation den ersten Namen - er spricht von "ependymal groove". Er, der sich selbst eingehend mit dem 1860 von REISSNER zum ersten Mal im Zentralkanal von *Petromyzon fluviatilis* beschriebenen Faden befaßt hat (1900, 1901, 1904), ist auch der erste, der eine innige Verbindung des vorderen Endes diesen Fadens mit der "ependymalen Rinne" beobachtet. SARGENT hält die subkommissurale Ependymdifferenzierung nur für eine Befestigungs-

platte für den REISSNERSchen Faden, in welchem er ein Bündel Nervenfasern sieht, das durch Vereinigung der Axone sowohl der rostral gelegenen Dachkernzellen als auch der kaudal frei im Terminalsinus gelegenen Zellen entstehen soll. Nach seiner Meinung bildet der REISSNERSche Faden einen verkürzten optisch-motorischen Reflexbogen.

Diese nun aufgedeckte Beziehung zwischen REISSNERSchem Faden und der sich von der übrigen Wandauskleidung abhebenden subkommissuralen Ependymdifferenzierung beeinflusste maßgeblich die Untersuchungen und die Deutungen der gewonnenen Befunde bis zum heutigen Tag. Es war unvermeidlich, daß die Ausweitung der Untersuchungen auch auf den REISSNERSchen Faden, dessen Genese und substantielle Struktur und dessen Funktion verschiedensten Auslegungen unterlag, die morphologischen Studien an der subkommissuralen Ependymdifferenzierung zu physiologischen Aussagen mehr oder weniger spekulativen Charakters trieb.

Der von SARGENT gefundenen Beziehung zwischen subkommissuralem Ependym und REISSNERSchem Faden werden weitere Befunde hinzugefügt - DENDY (1907), NICHOLLS (1908). Auch häufen sich die Beobachtungen, daß selbst hochstehende Wirbeltiere die Ependymdifferenzierung unter der Commissura posterior besitzen - Bestätigungen für eine bereits 1887 von RABL-RÜCKART ausgesprochene Vermutung. Nachdem MONAKOW (1905) in seiner Pathologie des Gehirns auf ein im Aquaeductus SYLVII liegendes, zylindrisches und Zilien tragendes Epithel aufmerksam gemacht hatte, findet HORSLEY (1908) diese Ependymbesonderheit bei *Macacus cynomolgus* und *Macacus rhesus*. Im gleichen Jahr erwähnt MARBURG bei einem Neugeborenen am Übergang von der Epiphyse zur Commissura posterior zylindrisches Ependym. 1900 entrüstet sich DENDY in "Nature" über die Nichtbeachtung dieser

ependymalen Zellformation, die sich doch in der gesamten Vertebratenreihe finden lasse. DENDY und NICHOLLS (1910) beschreiben sie in ihrer grundlegenden, die weiteren Arbeiten beeinflussenden Studie bei Maus, Katze, Schimpanse und Mensch, wobei sie bei letzterem bereits auf das gut entwickelte subkommissurale Ependym des Feten im Gegensatz zu den zurückgebildeten Resten des adulten Menschen verweisen. Sie halten den Namen "ependymal groove" für diese auf allen phylogenetischen Stufen der Vertebratenreihe vorkommende spezifische Zelldifferenzierung nicht mehr für ausreichend und ersetzen ihn durch die noch heute gebräuchliche topographische Bezeichnung *S u b k o m m i s s u r a l o r g a n* (SCO). Die Annahme, daß dem SCO für die zerebro-spinale Liquorzirkulation eine Rolle zukomme - wie DENDY 1902 vermutete - wird weiterhin aufrecht erhalten. Daneben glauben die Autoren, weitere Anhaltspunkte für die 1909 von DENDY geäußerte Vermutung gefunden zu haben, daß SCO und REISSNERScher Faden in ihrer gegenseitigen engen Beziehung Teil eines Regulationsapparates für Beugebewegungen des Körpers seien. Beugungsänderungen sollen mittels mechanischer Stimulation der epithelialen Zellen des SCO durch den in seiner Spannung veränderbaren elastischen REISSNERSchen Faden zentralwärts geleitet werden. Hier - und in der 1912 folgenden, speziell der Funktion des REISSNERSchen Fadens gewidmeten Arbeit NICHOLLS' wird die Meinung SARGENT's (1901, 1904) verworfen, der im REISSNERSchen Faden eine nervöse Struktur sah. NICHOLLS (1912) glaubt, daß der REISSNERSche Faden durch Vereinigung zilienartiger feinsten Fortsätze der subkommissuralen Zellen entstehe, denen sich im Verlauf des Zentralkanals aus dem Ependym auswachsende weitere zilienartige Fortsätze anschließen. Für die im

Experiment beobachtete Elastizität wird ein spiralenartiges Wachstum dieser Fortsätze verantwortlich gemacht.

KRABBE (1916) beschreibt beim Menschen ein mehrschichtiges zylindrisches Ependym, das er - partiell erhalten - bis zu einer Altersstufe von 70 Jahren finden konnte.

Eine erste ausführliche Beschreibung des SCO der Ratte erfolgt durch BAUER-JOKL (1917). Die Autorin kann in ihrer vergleichenden anatomischen Studie weder eine Beziehung zwischen SCO und REISSNERSchem Faden noch weitere Anhaltspunkte für die von SARGENT oder DENDY und NICHOLLS aufgestellten funktionellen Thesen finden. In ihrer zurückhaltenden physiologischen Interpretation der ausführlichen histologischen Befunde läßt sie allein die Möglichkeit gelten, daß dem SCO als Liquor sezernierendes Organ eine vom Plexus chorioideus und vom Wandependym verschiedene Aufgabe zufalle. Aus ihren Befunden hervorzuheben sind die Hinweise auf das "zellreiche subependymale Gewebe, das im wesentlichen Gliacharakter" habe, und auf die schon von DENDY und NICHOLLS (1910) beobachtete enge topographische und histologische Beziehung zwischen SCO und dem am kaudalen Ende der Commissura posterior gelegenen - von SARGENT beschriebenen - Recessus mesocoelicus, der bei vielen Tieren - die Ratte bildet eine Ausnahme - gefunden wird.

MARBURG (1920) erwähnt in seiner Zirbeldrüsenarbeit das SCO, das er bei vielen Vertebraten durch myelinhaltige Nervenfasern mit der Commissura posterior in Verbindung stehen sieht. MARBURG will im SCO einen Regulator für die Druckverhältnisse des zerebro-spinalen Liquors erkennen.

In den Jahren 1921 (KOLMER) und 1922 (AGDÜHR) erscheinen zwei umfangreiche, viele Stufen der Vertebratenreihe vergleichende Untersuchungen über den REISSNERSchen Faden und die ihm zugeordneten Strukturen.

KOLMER beschreibt das SCO als einen "rinnenförmigen Zellkomplex". Er glaubt, in der Wand des Zentralkanals primäre Sinneszellen nachgewiesen zu haben, die er auch im SCO vermutet. Diese primären Sinneszellen zusammen mit dem REISSNERSchen Faden und dem SCO faßt er zu einer funktionellen Einheit zusammen und bezeichnet diese als das "Sagittalorgan" der Wirbeltiere. Die Funktion dieses Organs sieht er - der Anschauung DENDY's und NICHOLLS' ähnlich - in einer reflektorischen Korrektur der Wirbelsäulenlage. Den REISSNERSchen Faden betrachtet er als Kondensationsprodukt feinsten, vom SCO abgeschiedener Fädchen, deren Substanz sich vorwiegend aus Eiweiß zusammensetzt. Zwischen SCO und REISSNERSchem Faden erkennt er keine Kontinuität. U. a. beschreibt er das "durchwegs mehrschichtige" SCO der Ratte, dessen Zellen "auffallend große Diplosomen an der Oberfläche mit Einzelgeißeln" trage und "zur Zellachse parallel gerichtete Kernfaltungen" zeige. Bemerkenswert ist ferner sein Hinweis, daß das SCO bei manchen Tieren eine sehr enge Beziehung zum Gefäßsystem aufweist. Bei Lurchen und Reptilien kann er den REISSNERSchen Faden noch über die Gegend der Commissura posterior nach rostral verfolgen (vergl. u. a. OLSSON 1956, 1958, 1961, 1962; FÄHRMANN 1965).

In seiner Arbeit und dem im gleichen Jahr erschienenen Postskriptum bestätigt AGDUHR die von KOLMER in der Wand des Zentralkanals gefundenen Sinneszellen. Nach AGDUHR entsteht der REISSNERSche Faden durch faserartige Auswüchse nicht nervöser Art

aus im Tectum opticum gelegenen Zellen. Frei im Lumen des Zentralkanals liegende Zellen sollen diese Fasern ausrichten und zu einem Strang zusammenkitten. Der so gebildete REISSNERSche Faden stehe in direktem Zusammenhang mit dem SCO - bei *Bos taurus* kann er sogar feinste rostrale Fäserchen bis zwischen die subkommissuralen Zellen verfolgen. Die Frage, ob und in welchem Ausmaß die Einheit SCO, REISSNERScher Faden und intraependymale Nervenfasern als Sinnesorgan aufzufassen sei, kann nach AGDUHR nicht eindeutig beantwortet werden. Auf keinen Fall aber möchte er die von KOLMER gewählte Bezeichnung "Sagittalorgan" gelten lassen und schlägt dafür den Begriff "Medianorgan" vor, in dem er SCO und REISSNERSchen Faden zusammenfaßt.

JORDAN, der Teleost^{er} (1919) und speziell junge Bachforellen (1925) untersuchte, betrachtet das SCO, die Membrana limitans externa und den REISSNERSchen Faden als eine morphologische Einheit. Er widerspricht der Auffassung, daß das SCO als intrazerebrales Sinnesorgan fungiere, da er in diesem Zellkomplex eine rein ependymale Struktur sieht, die innerhalb der Hirn- wand eine Stützfunktion erfülle und zur Befestigung des vorderen Endes des REISSNERSchen Fadens diene. Jede subkommissurale, spezifisch differenzierte Ependymzelle besitzt nach seiner Meinung einen äußeren Fortsatz, der durch die Commissura posterior hindurchläuft, ohne mit ihr in strukturelle oder funktionelle Beziehung zu treten, und sich mit der Membrana limitans externa verbindet, und einen inneren Fortsatz, der einen Axialfaden umscheidet, welcher durch die Membrana limitans interna hindurch das Ventrikellumen erreicht und auf diese Weise den REISSNERSchen Faden bilden hilft. Hauptbestandteil des REISSNERSchen Fadens und der subkommissuralen Zellfortsätze einschließlich der Membrana limitans externa sei das Elastin. Es sei noch vermerkt, daß JORDAN den REISSNERSchen Faden

- ebenso wie STUDNICKA (1899) und DENDY und NICHOLLS (1910) - an seinem kaudalen Ende das Neuralrohr verlassen und in das umgebende Gewebe übertreten sieht.

In der vergleichend-anatomischen Arbeit KRABBE's (1925) wird ein Bestandteil des SCO besonders hervorgehoben, dem in allen folgenden Arbeiten über dieses Organ sehr viel Beachtung geschenkt wird. BAUER-JOKL (1917) erwähnte schon das "subependymale Gewebe, das im wesentlichen Gliacharakter" habe. KRABBE nun zeigt, daß bei den meisten Säugetieren sich zwischen subkommissuralem Ependym und Commissura posterior "une couche de tissu qui est plutôt d'origine névroglie" befindet. Diese Gewebsschicht wird von ihm als ein eigener Teil des SCO herausgestellt und als das *Hypendym* dieses Organs bezeichnet.

KRABBE ist in der Deutung seiner eigenen Befunde und in der Beurteilung der schon bestehenden Theorien sehr vorsichtig, da ihm keine experimentellen Untersuchungen, keine klinischen Erfahrungen, keine pathologisch-anatomischen Studien zur Verfügung stehen, und er sich bemüht, innerhalb des morphologischen Aussagebereichs ("conclusions très limitées") zu bleiben. Er verweist u. a. auf die große Ähnlichkeit zwischen subkommissuraler Epithelstruktur und bestimmten Aspekten des Ependyms, das die embryonalen Hirnventrikel auskleidet. Er beschreibt ein mehrschichtiges, prismatisches Ependym mit elliptischen, in mehreren Reihen radiär angeordneten Kernen. In seiner kritischen, auf anatomischen Befunden beruhenden Beurteilung funktioneller Aussagen über diesen Zellkomplex - der sekretorischen, sensitiven und motorischen Leistungen - erscheint ihm unter allen Vorbehalten nur die zuletzt genannte am wahrscheinlichsten. Der Arbeit sind die Abbildungen zweier plastischer Wiedergaben der subkommissuralen

Ventrikelloberfläche vom Hund angefügt.

Mit KRABBE's Arbeit ist das Kapitel der Bestandsaufnahme, wie wir es in der kurzen Literaturübersicht der Einleitung nannten, abgeschlossen. Die in den vergangenen 40 Jahren enorm angewachsene Literatur über das SCO verbietet eine fortführende chronologische Übersicht. An ihre Stelle tritt eine Zusammenfassung wesentlicher Befunde (ausführliche Literaturangaben finden sich u. a. bei BARGMANN 1943; OKSCHE 1961; LENYS, R. 1965).

Die mikroskopischen Untersuchungen haben durch die Einführung der elektiven Sekretdarstellung im SCO und durch die Anwendung der Elektronenmikroskopie eine wesentliche Erweiterung erfahren.

Die von BARGMANN 1949 zur Neurosekretdarstellung im Dienzephalon angewandte Chromalaunhämatoxylinmethode (vgl. GOMORI 1941) wurde von STUTINSKY 1950 zum ersten Mal zur Untersuchung des SCO eingeführt. Weitere Arbeiten auf diesem Gebiet folgten (MAZZI 1952, 1954; BARGMANN u. SCHIEBLER 1952; WISLOCKI u. LEDUC 1952; WINGSTRAND 1953; OKSCHE 1954; OLSSON 1958; TALANTI 1958; HOFER 1959 u. a.), in denen gezeigt wird, daß das subkommissurale Sekret, welches sich sowohl im Ependym wie im Hypendym darstellen läßt und aus dem auch der REISSNERsche "aden zusammengesetzt erscheint, aus einem Mucopolysaccharid-Eiweißkomplex besteht. Die bis dahin mehr oder weniger hypothetisch angenommene sekretorische Tätigkeit des SCO (STERZI 1907; EDINGER 1908; BAUER-JOKL 1917; CHIARUGGI 1918; KOLMER 1921; MARBURG 1920; PUUSEPP u. VOSS 1924;

BERBLINGER 1926; ISHIKAWA 1927; PESONEN 1940; PESONEN u. SETÄLÄ 1940; REICHOOLD 1942; BECCARI 1943 u. a.) wurde durch diese histochemischen Befunde erhärtet, so daß die weiteren Untersuchungen an dieser Zelldifferenzierung von der Annahme ausgehen, daß das SCO eine intrazerebrale Drüse darstellt (WINGSTRAND 1953; OKSCHE 1956; OLSSON 1958 a und b; TALANTI 1958; HOFER 1958; OKSCHE 1961 u. a.). Während die Sekretabgabe in den inneren Liquorraum, als deren Kondensationsprodukt der REISSNERSche Faden angesehen wird, sehr früh erkannt wurde (WINGSTRAND 1953; OLSSON u. WINGSTRAND 1954; OLSSON 1955 - 1958; AFZELIUS u. OLSSON 1957; EBERL-ROTHER 1951 u. a.), sind die Fragen nach weiteren Richtungen des Sekrettransportes, die sich aus der apikalen, basalen und hypendymalen Sekretverteilung ergeben und die auf Grund experimenteller physiologischer Befunde im Sinne einer endokrinen Drüsentätigkeit z. T. gefordert werden, nicht eindeutig geklärt. OLSSON (1958 a und b) z. B., der im basalen Bereich der Subkommissuralzellen gelagertes Sekret als Sekretdepot ansieht, und HOFER (1958) halten die basale Sekretabgabe zwar für möglich - keineswegs aber für wahrscheinlich, wie dies z. B. von OKSCHE beim Grasfrosch (1954 - 1959/60) und bei verschiedenen Wirbeltieren (1961) und von TALANTI bei Säugern (1958/59) geltend gemacht wird (vgl. dazu OKADA 1955; MURAKAMI, BAN u. AIURA 1957; TALANTI u. KIVALO 1960). Eine basale Sekretion bzw. ein Sekretübertritt in das Gefäßlumen konnte bis heute weder licht- noch elektronenmikroskopisch eindeutig bewiesen werden (u. a. STANKA, SCHWINK u. WETZSTEIN 1964), wenn auch - wie SCHWINK 1965/Wiesbaden u. SCHWINK u. WETZSTEIN 1966 zeigen - elektronenmikroskopische Befunde eine hypendymale Sekretabgabe in das

Gefäßsystem als möglich erscheinen lassen.

Ausführliche Untersuchungen und eine Zusammenstellung der neueren Literatur über dieses "polar differenzierte sekretorische Organ" finden sich in der umfangreichen vergleichend-anatomischen Arbeit OKSCHE's (1961). Der durch seine starke Sekretion auffallende - räumlich begrenzte - Zellverband bestehe durchwegs aus einer mehrreihigen Ependymdifferenzierung, aus der als dem epithelialen Anteil bei höheren Wirbeltieren (Vögel, Säuger) das locker strukturierte Hypendym hervorgehe. Die innere Zellreihe des mehrreihigen Ependyms wird als ein hohes sezernierendes Zylinderepithel beschrieben, das eine apikale Sekretanhäufung zeige, während die basal gelagerten, ebenfalls Sekret enthaltenden Zellen durch lange Zellfortsätze mit der Membrana limitans superficialis und venösen meningealen Gefäßen in Beziehung stehen sollen. Die Zellen dieser äußeren basalen Lage werden mit den 1954 von HORSTMANN beschriebenen Tanyzyten verglichen. Unter dem Hypendym der höheren Wirbeltiere (vgl. BAUR-JOKL 1917; KRABBE 1925), das aus bi- und multipolaren Gliazellen und aus epithelähnlichen Zellinseln bestehe (vgl. KRABBE 1925; CAPURRO 1942; CANEPA 1949; OLSSON 1958 a; KELLY u. VAN DE KAMER 1960; OLSSON 1961; PALKOVITS et al. 1962 b u. a) versteht OKSCHE alle sekretorisch aktiven Subkommissuralzellen, "die nicht mehr innerhalb des ursprünglichen ependymalen Zellverbandes liegen". Der bisher mehr oder weniger topographisch gebrauchte Begriff des Hypendyms wird hiermit auf Grund histochemischer bzw. funktioneller Aspekte erweitert bzw. eingeeengt.

Der strukturelle Aufbau des SCO zeigt recht beträchtliche Unterschiede der phylo- und ontogenetischen Differenzierung. Während dieses Organ vor allem bei

niederen Wirbeltieren und bei vielen Säugern die einmal erreichte Entwicklungsstufe während des ganzen Lebens beibehält, gibt es aus bestimmten Klassen der Wirbeltiere Vertreter, die eine mehr oder weniger ausgeprägte Rückbildung dieses Zellkomplexes im Alter zeigen - bestimmte Reptilien, Vögel, Insektenfresser und Primaten einschließlich des Menschen (DENDY/NICHOLLS 1910; KRABBE 1916; BAUR-JOKL 1917; KOLMER 1921; HOCHSTETTER 1921, 1929; PUUSEPP u. VOSS 1924; TURKEWITSCH 1933; PESONEN et SETÄLÄ 1940; LEGAIT 1942; BARGMANN 1943; OKSCHE 1956, 59, 61; WISLOCKI u. ROTH 1958; GILBERT 1960; OLSSON 1961; PALKOVITS, INKE u. LUKACKS 1962; LENYS 1965).

Die Beziehung des SCO zu anderen Organ- bzw. Zellkomplexen sind sehr vielfältig. Nicht nur der histologische Aufbau des SCO scheint in mancher Hinsicht an früh-embryologische, im gesamten Ventrikelsystem verbreitete Ependymverhältnisse zu erinnern (u.a. KRABBE 1925), sondern auch die starke Sekretion des subkommissuralen Ependyms scheint eine auf frühen embryonalen Stufen möglicherweise dem ganzen Ependym zukommende und stufenweise dem SCO überlassene Funktion darzustellen. Auf diese Verhältnisse machte u.a. OLSSON (1955/56) aufmerksam, der im "Flexuralorgan" (FO) eine dieser transitorisch - funktionellen Ependymbezirke fand (vgl. OLSSON 1958, 1961, 1962; FRIDBERG u. SAMUELSON 1959; FÄHRMANN 1965).

Die Topogenese stellt das SCO in den Verband der Parietalorgane - die als Entstehungsort das Dach des III. Ventrikels gemeinsam haben und bei den Säugern die Paraphyse, den Dorsalsack, die Epiphyse und das SCO umfassen (u.a. KRABBE 1916, 1925; TRETJAKOFF 1915; BAUR-JOKL 1917; PASTORI 1927;

ISHIKAWA 1927; TURKEWITSCH 1936 a u. b.; CAPURRO 1942; BARGMANN 1943; OKSCHE 1955, 1962, 1963; LEGAIT E. und LEGAIT H. 1956; OLSSON 1958; 1961; TAYLOR u. FARRELL 1962; PALKOVITS u. FÖLDVARI 1962; PALKOVITS, INKE, LUKACS 1962; LENYS 1965).

Histogenetische und histologische Aspekte, vor allem aber die unmittelbare Nachbarschaft zum inneren Liquorraum veranlaßten BARGMANN und HOFER 1958, eine Gruppe von Zelldifferenzierungen als *zirkumventrikuläre Organe* (HOFER 1958) zusammenzufassen, zu denen neben den genannten Parietalorganen die Neurohypophyse, das Gefäßorgan der Lamina terminalis (OVL), das Subfornikalorgan (SFO) und die Area postrema (AP) gehören (u. a. STOCHDORPH 1955, 1956; WEINDL 1965).

Auf die umfangreichen experimentellen physiologischen Arbeiten, die vor allem durch die Untersuchungen LEGAIT's (1942, 1946, 1949), WINGSTRAND's (1953) und GILBERT's (1956) angeregt wurden und die heute das SCO als zerebrale Drüse in den Dienst der Aufrechterhaltung des "milieu intérieur" (LENYS 1965) stellen, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen konzentrieren sich u. a. auf eine aldosteronotrope Wirkung, die anfangs von FARRELL (1958-60) der Epiphyse allein, dann von ihm und TAYLOR (FARRELL u. TAYLOR 1962) dem Pinealkomplex, der Epiphyse, SCO, Commissura posterior und rostrales Mesenzephalongebiet umfasse, zugeschrieben wurde und die von PALKOVITS et al. (PALKOVITS, INKE, LUKACS 1962) allein dem - allerdings teilweise in die Epiphyse verlagerten - Parenchym des SCO zuerkannt wird.

Eine umfangreiche Zusammenstellung u.a. der das SCO betreffenden Funktionstheorien und interessante, die Rolle des SCO in der Regularisierung des Salz-Wasser-Haushaltes untersuchende Experimente finden sich bei LENYS (1965), auf dessen Arbeit wir in diesem Zusammenhang abschließend verweisen möchten.

M a t e r i a l u n d M e t h o d e n :

Unsere mikroanatomischen Untersuchungen wurden an weißen Ratten durchgeführt. Die z. T. selbst gezüchteten Tiere entstammen der "Wiga-Kolonie" des Züchters W. Gaßner/München. Zur Auswertung gelangten 60 Schnittserien durch das Gehirn prä- und postnataler Entwicklungsstadien aus der Reifungsperiode, die mit dem Einsetzen der Geschlechtsreife abgeschlossen ist. Die Biomorphose während und nach der Geschlechtsreife wird in den vorgelegten Befunden nicht berücksichtigt.

Zur Information über die Biologie der Ratte verweisen wir auf das Buch "Ratte und Maus" von HAGEMANN (1960). Darin wird die Tragzeit des Rattenweibchens mit 21,5 - 22,5 Tagen angegeben. Die gleiche Trächtigkeitsdauer wurde bei unseren Tieren beobachtet. Nach HAGEMANN setzt die Geschlechtsreife mit der Ovulation zwischen dem 45. und 147. Tag, im Durchschnitt um den 77. Tag ein.

Die Altersbestimmung der pränatalen Keimlinge wurde nach der von WRBA (1956) mitgeteilten Berechnungsmethode vorgenommen, nach der als 1. Tag der Entwicklung derjenige gezählt wird, an welchem morgens im Vaginaausstrich der Ratte Sperma gefunden wird. Der Begattungszeitpunkt wird auf 2 Uhr der vorausgegangenen Nacht $\pm$ 6 Stunden gelegt. Das nach dieser Methode bestimmte Alter wurde am Körper- und Organbefund der Keimlinge bzw. dem sich daraus ergebenden "Sollalter" überprüft, wobei sich eine auffallend gute Übereinstimmung mit entsprechenden Literaturangaben fand (u. a. KEIBEL/HENNEBERG 1937; KAPPERS 1960; HAGEMANN 1960).

Die Entnahme der Keimlinge erfolgte in Nembutal-i.v.-Narkose des Muttertieres. Die 12 Tage alten Keimlinge wurden innerhalb ihrer eröffneten Fruchthüllen in die Fixierungsflüssigkeit eingebracht, die 13 und 14 Tage alten Keimlinge wurden in toto ohne Eihäute fixiert. Von den Keimlingen aller höheren Altersstufen wurde das Caput nach Eröffnung und teilweiser Entfernung der Schädelhüllen allein zur weiteren Präparation verwandt. Tiere der postnatalen Entwicklungsperiode wurden in Narkose (Chloroforminhalation oder Nembutal-i.v.-Injektion - je nach Größe des Tieres) dekapitiert. Nach Abheben des Schädeldachs erfolgte die Entnahme entweder des Gehirns in toto oder eines entsprechenden Geweblocks aus dem di-mesenzephalen Dachbereich.

Die besten Fixierungsergebnisse erzielten wir mit den Gemischen nach BOVIN (§¹305), ROMEIS (§ 346), HEIDENHAIN (§ 344, Susa) und ZENKER (§ 336). Die Präparate wurden über Alkohol, Methylbenzoat und Benzol entweder in Paraffin oder in Paraplast (Fa. SHANDON/6 Frankfurt, M.) eingebettet und in sagittaler, frontaler und horizontaler Ebene in Serie geschnitten. Schnittdicke 3 - 5 (- 10) μ .

Die Schnitte wurden gefärbt mit Hämalaun - Eosin n. P. MAYER (§ 659), Eisenhämatoxylin n. HEIDENHAIN (§ 672), Hämatoxylin n. HANSEN (§ 669), Kernechtrot (§ 743), Azan . HEIDENHAIN (§1489) und Pikrinsäurefuchsin n. VAN GIESON (§ 708). Gliafasern wurden nach der Methode FLEISCHHAUER's (1961) dargestellt. Zur elektiven Sekretfärbung verwendeten wir Aldehydthionin n. PAGET (1959), Chromhämatoxylin-Phloxin n. BARGMANN (PEARSE 1960) und Paraldehydfuchsin n. GABE (1953).

¹ Die §-Angaben beziehen sich auf ROMEIS (1948).

Das mikroskopische Bild wurde als Zeichnung mittels eines Spiegelzeichengerätes oder als Fotografie festgehalten. Nach diesem Bildmaterial wurden schematisierte, bestimmte Aspekte verdeutlichende Schnittbilder gezeichnet und - zum besseren "Begreifen" der Epithalamusregion - Körpermodelle rekonstruiert.

Die 2-dimensionale Darstellung eines Körpers wird als graphisches, seine 3-dimensionale Wiedergabe als plastisches (Körper-)Modell bezeichnet. Die Modelle wurden einer teilweisen Stilisierung und Schematisierung unterworfen.

Die zu rekonstruierende Körperform oder -gestalt wird von der mehr oder weniger vollständigen Summe der Konturen der Körperquerschnitte (Serienschnittbilder) bestimmt. Die Modellgerüste bestehen aus Querschnittsreihen, die nicht durchwegs eine lückenlose Schnittfolge repräsentieren. Je nach Formenreichtum der aufzubauenden Körperregion konnte eine unterschiedlich dichte Schnittfolge gewählt werden. In den so z.T. zwischen den Querschnittsbildern verbliebenen "leeren Räumen" des gezeichneten oder aus Holz montierten Modellgerüsts wurde die gesuchte Oberflächenform gleichsam durch Interpolieren gefunden - d.h., daß durch graphische oder plastische Verbindung der Konturen dieser lückenhaften, bestimmte Schnittsequenzen überspringenden Querschnittsreihen die Modellgestalt er-"mittelt" wurde.

Die entsprechend ausgewählten Schnittbilder wurden

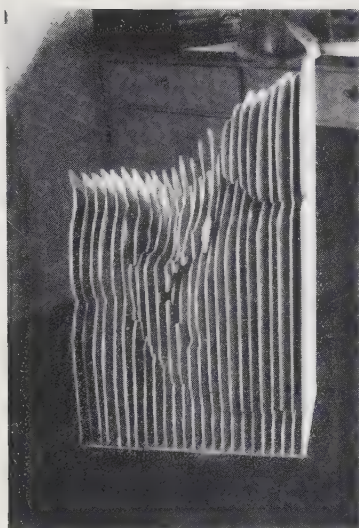
- a - lagegerecht über- bzw. ineinander gezeichnet (= Grundgerüst des graphischen Körpermodells) oder
- b - aus Holz geschnitten und lage- und maßstabsgerecht hintereinander angeordnet (= Grundgerüst des plastischen Modells).

Die Schwierigkeit der Methode liegt in der "lagegerechten" Zuordnung der Schnittbilder. Eine genaue Orientierung kann an Strukturen - z.B. Gefäßen - vorgenommen werden, die das abzubildende Gewebsstück in ganzer Ausdehnung durchziehen und deren Topographie ausreichend bekannt ist. Eine weitaus sicherere lagegerechte Zuordnung der Schnittbilder gelingt, wenn bereits beim Einbetten zusätzliche Orientierungshilfen geschaffen werden. Sehr gut eignen sich z.B. 2 - 3 senkrecht zur geplanten Schnittebene neben den Gewebblock eingebettete Haare, deren Anschnitte bei der Rekonstruktion genau zur Deckung zu bringen sind.

Das Grundgerüst der graphisch rekonstruierten Körpermodelle (Tafel X, a u. b) ist einer geographischen Karte vergleichbar, auf der Orte gleicher Höhe durch Linien verbunden sind. Aus dieser zusammengesetzten Zeichnung wurde die erkennbare Form durch zeichnerische Stilisierung in ein übersichtliches graphisches Körpermodell übersetzt.

Bildmaterial: 1 Sagittal- und 1 Horizontalserie durch das Di- und Mesenzephalon 24 Tage alter Geschwistertiere. Schnittdicke: 5 μ . Vergrößerung der Originalschnittzeichnungen im Verhältnis 1 : 200. Wechselnde, 1 - 9 Schnitte überspringende Schnittfolge, die im Bereich der CH und der Epiphysenstielbasis am dichtesten ist.

Das Grundgerüst des plastischen Modells (Tafel XI) besteht aus lage- und maßstabsgerecht hintereinander angeordneten Querschnittsbildern - Abb. 1.



Zur Vorlage diente eine Frontalserie durch das Di- und Mesenzephalon eines 24 Tage alten Jungtieres. Schnittdicke: 5 μ .

Im Bereich des SCO wurde jeder 10. Schnitt dieser Serie im Verhältnis 1 : 200 vergrößert. Die Schnittbilder wurden aus Balsaholzplatten ausgeschnitten und lage- und maßstabsgerecht zu einer Querschnittsreihe montiert.

Abb. 1 - Modellgerüst.

Dem Vergrößerungsverhältnis 1 : 200 entsprechen folgende Werte:

	Originalmaß	:	Modellmaß
Schnittdicke:	5 μ	:	1 mm
Schnittdistanz (jeder 10. Schnitt)	50 μ	:	10 mm

Im Bereich des SCO, der Epiphysenstielbasis und der CH wurden ergänzend weitere Schnittbilder in das gezeigte Gerüst eingefügt.

Die abschließende plastische Verbindung der Querschnittskonturen erfolgte durch das sehr gute Modelliereigenschaften besitzende Füllmaterial "MOLTO-FILL" (Fa. Molto, Grenzach/Baden).

In allen Darstellungen zerebraler Formationen wurde die Schädelbasis als horizontales räumliches Bezugssystem gewählt. Es wurden die folgenden, von der wechselnden Rumpfhaltung während der Ontogenese unabhängigen intrakranialen Richtungsbezeichnungen verwendet:

superior

rostralis
(anterior)

occipitalis
(posterior)

basalis
(inferior)

Der Raumorientierung dieses Bezeichnungsschemas entsprechend weist in allen Abbildungen die Rostralrichtung nach links, die Okzipitalrichtung nach rechts.

Histologisch-technische Daten zu den in den Text gestellten Abbildungen und Erklärungen der verwendeten Abkürzungen finden sich in den folgenden Tabellen.

A b k ü r z u n g e n :

Abb. Text

AM		Aquaeductus mesencephali
CA		Commissura anterior
CCA		Commissura colliculi anterioris
CH	CH	Commissura habenularum
CP	CP	Commissura posterior
CS		Colliculus anterior (superior)
DS		Dorsalsack
E		Epiphyse
EA		Epithalamusanlage
ES		Epiphysenstiel
ESB		Epiphysenstielbasis
FCP		Fossa commissurae posterioris
FR		Fasciculus retroflexus MEYNERT
HY		Hypophyse
LQ		Lamina quadrigemina
MI		Massa intermedia thalami
MLS	MLS	Membrana limitans superficialis
NHM		Nucleus habenulae medialis
PL		Plexus chorioideus
RF	RF	REISSNERScher Faden
RP		Recessus pinealis
SCO	SCO	Subkommissuralorgan
SFO		Subfornikalorgan
SLA		Sulcus lateralis ductus SYLVII
SLI		Sulcus limitans
SMT		Stria medullaris thalami
THD		Thalamus dorsalis
TT		Taenia thalami
III.V		Ventriculus tertius

Abb.:

Histologische Technik:

(§-Angaben beziehen sich auf ROMEIS '48

-
- | | |
|------|--|
| 3 a | Frontalschnitt - 5 μ - Eisen-
hämatoxylin (§ 672), Eosin. |
| 3 b | Frontalschnitt - 5 μ - Aldehyd-
thionin n. PAGET. |
| 6 | Medianschnitt - 5 μ - Chromalaun-
hämatoxylin - Phloxin. |
| 9 | Sagittalschnitt - 8 μ - Paralde-
hydfuchsin n. GABE - Hämatoxylin
n. HANSEN. |
| 11 a | Sagittalschnitt - 5 μ - Chromalaun-
hämatoxylin-Phloxin. |
| 11 b | Sagittalschnitt - 5 μ - Hämalalaun -
Eosin (§ 659). |
| 15 | Frontalschnitt - 10 μ - Aldehyd-
thionin n. PAGET und § 659. |
| 16 a | Frontalschnitt - 5 μ - Aldehyd-
thionin n. PAGET und § 659. |
| 16 b | Frontalschnitt - 5 μ - Hämatoxylin-
Eosin (§ 659). |
| 18 a | Frontalschnitt - 5 μ - Eisenhämä-
toxylin (§ 672), Eosin. |
| 18 b | Sagittalschnitt - 5 μ - Eisenhämä-
toxylin (§ 672), Eosin. |
| 19 | Sagittalschnitt - 5 μ - Eisenhämä-
toxylin (§ 672), Eosin. |
| 20 | Sagittalschnitt - 5 μ - Eisenhämä-
toxylin (§ 672), Eosin. |
| 21 | Frontalschnitt - 5 μ - Eisenhämä-
toxylin (§ 672), Eosin. |
-

Tafel I

Medianschnitte:

- | | |
|-------|---|
| a + c | - 8 μ - Hämatoxylin-Eosin, § 659 |
| b | - 8 μ - Eisenhämatoxylin (§ 672),
Eosin. |

Tafel III

Medianschnitte:

- | | |
|-------|-------------------------------------|
| 1 + 4 | - Hämatoxylin-Eosin (§ 659). |
| 2 + 3 | - Eisenhämatoxylin (672),
Eosin. |

Tafel IV	Sagittalschnitte - 10/ μ - Hämatoxylin-Eosin, § 659
Tafel VI	Frontalschnitte - 8/ μ - Eisenhämatoxylin (§672), Eosin.
Tafel VII und Tafel VII	Frontalschnitte - 6/ μ - 1 + (3 - 6) = Eisenhämatoxylin (672), Eosin 2 = Hämatoxylin - Eosin , §659.
Tafel IX	Frontalschnitte - 8/ μ - 1 + 6 = Hämatoxylin-Eosin, § 659. 2 - 5 = Eisenhämatoxylin (§672), Eosin.
Tafel XII	Medianschnitt.- 8/ μ - Hämatoxylin - Eosin, § 659.

HAUPTTEIL (Befunde)

A - Übersicht über das Subkommissuralorgan und seine Topo- und Morphogenese:

Das Subkommissuralorgan (SCO) der Ratte stellt eine spezifische Ependymdifferenzierung dar, welche die ventrikuläre Oberfläche der Commissura posterior (CP) bildet. Zur orientierenden Übersicht der Lage dieser Ependymbesonderheit ist in Abb. 2 ein schemati-

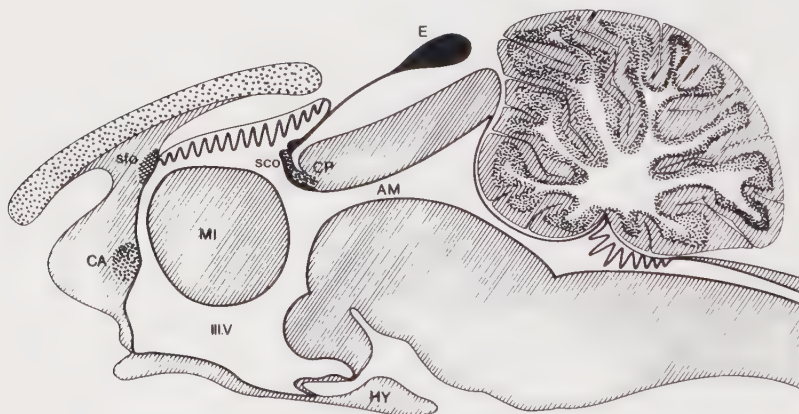


Abb. 2 - Medianschnitt durch das Gehirn der adulten Ratte. Erklärung der Abkürzungen auf S.

sierter Medianschnitt durch das Gehirn der adulten Albinoratte wiedergegeben. Die CP und das ihr unterlagerte SCO bilden den zweischichtigen okzipitalen Abschnitt des Zwischenhirndachs, der den Übergang zum Mittelhirn markiert. Mit dieser Grenzziehung zwischen Di- und Mesenzephalondach folgen

wir der in den meisten deskriptiven Arbeiten vorgenommenen systematischen Einteilung (s. Diskussion).

Der epitheliale Anteil des SCO besteht aus hochprismatischen, auf dem Querschnitt radiär bzw. fächerartig angeordneten Zellen, die sich deutlich vom einschichtigen kubischen Ependym der seitlichen Ventrikelwand abheben. Aus der unterschiedlichen

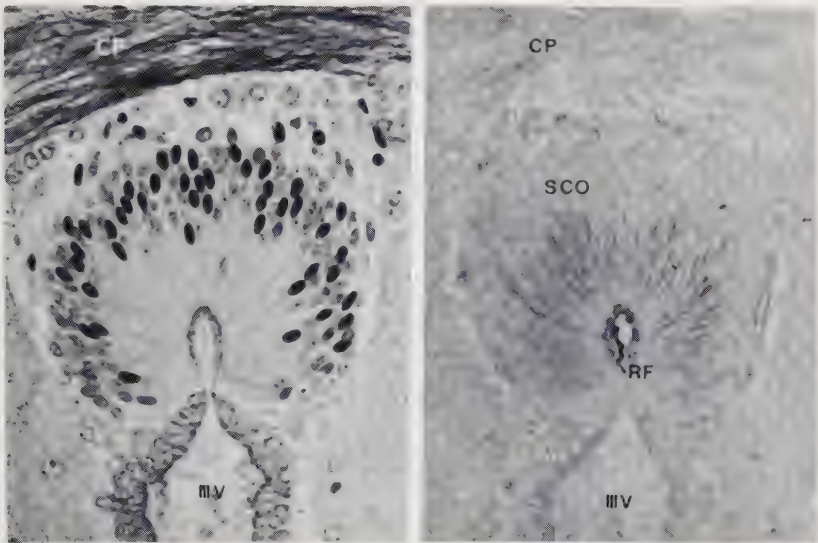


Abb. 3 a + b - Frontalschnitte durch das SCO einer 24 Tage alten Ratte: a = epitheliale Zytoarchitektur; b = intrazelluläre und intraventrikuläre (RF) Sekretdarstellung. Vergr.: 400 : 1.

Zellhöhe resultiert eine mehrreihige Anordnung der basal gelagerten längsovalen Zellkerne. Die apikalen Zellpole ragen mit fingerförmigen, 1 - 2 (- 3) Zilien tragenden Fortsätzen in das Ventrikellumen hinein.

Das subependymale Gliagewebe, auf das bereits BAUER-JOKL (1917) hinweist und das KRABBE (1925) als

Hypendym bezeichnet und als besonderen Bestandteil des SCO herausstellt, wird bei der Ratte - im Vergleich zu anderen Wirbeltieren - in nur geringem Ausmaß vorgefunden. Über basale Zellfortsätze und intrakommissurale Zellformationen steht das SCO direkt bzw. indirekt mit der die CP bedeckenden Membrana limitans superficialis (MLS) in Verbindung. Das u.a. mit der Aldehydthioninfärbung nach PAGET (1959) darstellbare Sekret (Abb. 3 b) ist vorwiegend in den weiten kernfreien, zum Ventrikel hin gelegenen Bereichen der hochprismatischen Subkommissuralzellen zu sehen. Es läßt sich jedoch auch - allerdings in viel geringerer Verteilung - in basalen Zellanteilen und in einzelnen Hypendymzellen nachweisen. Im mikroskopischen Präparat läßt sich das in den Ventrikel abgegebene Sekret als sog. REISSNERScher Faden (RF) darstellen, der den Aquaeductus mesencephali, den IV. Ventrikel und den Zentralkanal durchzieht. Der vielfach untersuchte und diskutierte inkretorische Sekretionsmodus in das dichte hypendymale Gefäßnetz konnte bisher noch nicht eindeutig als morphologisches Substrat nachgewiesen werden, wenn auch u.a. elektronenmikroskopische Befunde (SCHWINK 1965/Wiesbaden; SCHWINK u. WETZSTEIN 1966) diesen Sekretionsweg als wahrscheinlich erscheinen lassen.

Lage und Form des SCO und der CP - seiner "Trägerin" - sind aus deren Entwicklung innerhalb der diencephalen epithalamischen Dach- und Wandformationen heraus zu verstehen.

Die unter der topogenetischen Einheit des Epithalamus zusammengefaßten, in gegenseitiger Lagebeziehung - Synotopie - stehenden Zwischenhirnformationen sind die CP mit dem ihr unterlagerten SCO und die rostral von diesen angelegten

Epiphyse, Nuclei et Commissura (CH) habenularum, die z. T. von der CH ausgehenden Striae medullares thalami und das membranöse Dach des III. Ventrikels mit dem Saccus dorsalis und dem Plexus chorioideus. Okzipital an den vom Thalamus getragenen Epithalamus schließt sich die mesenzepale Lamina quadrigemina mit den Colliculi anteriores et posteriores an.

Die Grundzüge der Wachstums- und Gestaltungsvorgänge im di-mesenzephalen Dach- und Wandbereich sollen an folgenden Modellschemata demonstriert werden.

Im Modellschema I - Abb. 4 - ist der di-mesenzephal Dachbereich eines 15 - 16 Tage alten Keimlings (a) und einer adulten Ratte (b) wiedergegeben. Teil A entspricht dem Zwischenhirn-, Teil B dem Mittelhirndach:

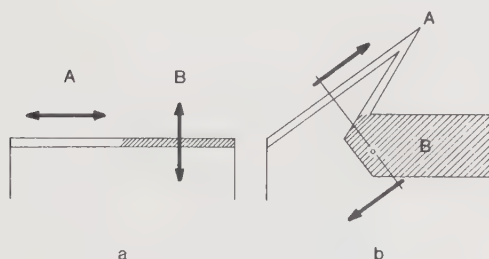


Abb. 4 a + b - Modellschema I. Entwicklung des di-mesenzephalen Dachbereichs. Wachstumstendenzen durch Pfeile angegeben. A = Di-, B = Mesenzephalondach. a = Keimling, b = adultes Tier - s. Text!

Dem Längenwachstum des Dienzephalondachs (A), das im Zusammenhang mit dem Herumschwenken der tempero-okzipitalen Gehirnannteile um den Drehpunkt der Fossa SYLVII gesehen werden muß und das zu einer Erweiterung der meningealen Gefäßbeziehungen des Ventrikeldachs führt,

steht eine enorme Dicken- bzw. Massenzunahme des Mittelhirndachs (B) gegenüber. Diese unterschiedlichen Wachstumstendenzen führen zu einer Gefügeverschiebung, in der das Zwischenhirndach über das Mittelhirndach verlagert wird. Aus dem primären Hintereinander von A und B wird ein teilweises Übereinander und sogar sekundäres Hintereinander.

Das allein an der Medianebene orientierte Modell soll durch Einbeziehen der paramedianen Wandformationen erweitert werden. Im Epithalamus sind ja Abkömmlinge nicht nur der medianen Deckplatte, sondern auch der oberen Flügelplattenanteile zusammengefaßt. Zu ersteren gehören das membranöse Zwischenhirndach mit der Plexusanlage und die Epiphyse, zu letzteren die Nuclei habenularum, die Striae medullares thalami und die aus den Wänden hervorgehenden Kommissuren.

Im Modellschema II - Abb. 5 a + b - sind allein die dienzephalen Dach- und oberen Wandformationen berücksichtigt (Modellschema I, Teil A) :

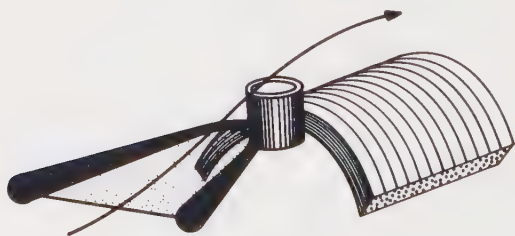


Abb. 5 a - Modellschema II. Dienzephalie Dach- und Wandformationen eines 16 Tage alten Rattenkeimlings. Wachstumstendenzen durch Pfeil angedeutet - s. Text!

Im schwarz ausgezogenen "Zügel" sind die Nuclei und die Commissura habenularum einschließlich der Striae medullares thalami zusammengefaßt. Diese Gebilde liegen mit dem zwischen ihnen ausgespannten membranösen Ventrikeldach bis zum 16. Tag der intra-uterinen Entwicklung vor der zylindrischen - oben allerdings geschlossenen - sackförmigen Epiphysenanlage und dem längs gestreckten Quergewölbe der Kommissurenplatte. Die um den 16. Tag der vorgeburtlichen Entwicklung einsetzende Über- und Hintereinanderverlagerung der dienzephalen Dach- und Wandformationen ist durch den Pfeil angedeutet - das Ergebnis dieser topo- und morphogenetischen Veränderungen ist in Abb. 5 b dargestellt:

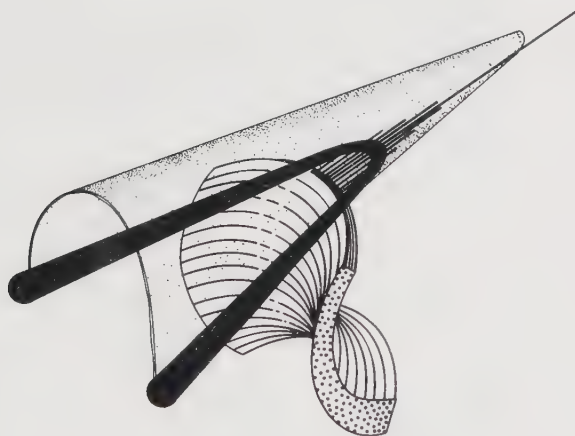


Abb. 5 b - Modellschema II. Diensephale Dach- und Wandformationen der adulten Ratte.

Die unmittelbar vor dem - hier nicht gezeigten - Mesenzephalondach gelegene CP hat die Tendenz zur Rückwärtsverlagerung mit einer Aufrichtung vor allem

ihrer beiden vorderen Drittel beantwortet, über die sich die in der CH die Mediane kreuzenden Striae medullares thalami geschoben haben. Aus der interkommissuralen Epiphysenanlage des Keimlings hat sich das Corpus pineale entwickelt, das sehr weit nach okzipital gewachsen ist und mit dem Ort seiner Anlage nur über den Epiphysenstiel verbunden bleibt. Das membranöse Zwischenhirndach hat sich in Form des Dorsalsacks über die CH hinaus nach okzipital ausgestülpt.

Von der Tendenz der Rückwärtsverlagerung werden die einzelnen epithalamischen Gebilde unterschiedlich betroffen. Das Ausmaß der Topogenese steht in direkter Beziehung zur anatomischen Verbindung, die die einzelnen Formationen mit dem Zwischenhirn aufrecht erhalten - d. h. : der nur durch ihren Stiel verbundenen und sehr weit nach okzipital gewachsenen Epiphyse stehen die gut verankerten, nur wenig verlagerten Kommissuren (CH + CP) gegenüber - während das membranöse Ventrikeldach mit der Ausbildung des Dorsalsacks eine Mittelstellung einnimmt.

Die Modellschemata sind als Zustandsbilder eines komplexen biologischen Gestaltungsablaufs zu interpretieren, der in der mehr oder weniger mechanischen Demonstration seiner Wachstumstendenzen nur unzulänglich erfaßt werden kann.

B - Topogenese des SCO :

In unseren Serien können wir an 13 Tage alten Rattenkeimlingen keine uns interessierenden Befunde erheben. Die ersten Kommissurenfasern im hinteren Dienzephalondach (CP) finden wir - ebenso wie KAPPERS (1960) - bei der 14 Tage alten Frucht. Durch das Einwandern der Nervenfasern in den peripheren Bereich der Hirnwand kommt es zu einer

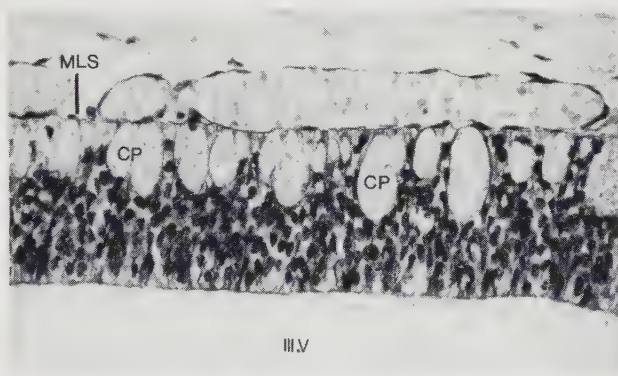


Abb. 6 - Medianschnitt durch das hintere Dienzephalondach eines 14 Tage alten Rattenkeimlings. Anlage der CP. Vergr.: 320 : 1.

teilweisen Abdrängung der Spongioblasten von der die äußere Oberfläche bildenden MLS. Die ventrikelnwärts verdrängten Zellen bleiben über basale Zellfortsätze und intrakommissurale Zellformationen mit der MLS in Verbindung, so daß die Kommissurenfasern im Querschnitt zu Strängen gebündelt erscheinen, die im okzipitalen Bereich der Kommissurenanlage mehr Fasern enthalten als im rostralen Anteil - eine quantitative Verteilung, die wir auch beim adulten Tier wiederfinden werden.

An den Anfang unserer ontogenetischen Untersuchungen stellen wir den 16 Tage alten Keimling, dessen Hirnanlage im Medianschnitt der Abb. 7 schematisiert wiedergegeben ist :

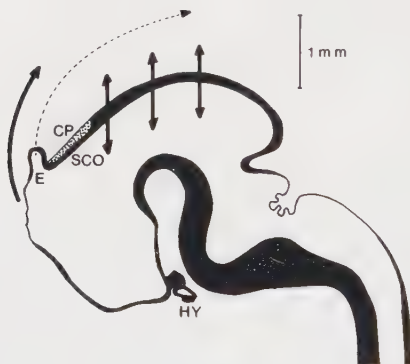


Abb. 7 - Medianschnitt durch die Hirnanlage eines 16 Tage alten Rattenkeimlings. Wachstumstendenzen der Dachformationen durch Pfeile angedeutet.

Folgende Gründe waren ausschlaggebend, die Entwicklung des SCO von diesem Stadium der vorgeburtlichen Reifung ab zu verfolgen:

1. Auf dieser Altersstufe waren die ersten spezifischen subkommissuralen Zelldifferenzierungen sicher zu erkennen. Der Beginn dieser spezifischen Zytogenese setzt vor dem 16. Tag ein.
2. Beim 16 Tage alten Keimling fanden sich mit Ausnahme der CH alle epithalamischen Formationen angelegt:
 CP - SCO - Epiphyse - Plexus chorioideus -
 Nuclei habenularum - Striae medullares thalami.

3. Die Syntopie dieser Formationen läßt noch die embryologische Scheitelbeuge erkennen, aus der heraus die folgenden Entwicklungsschritte verständlich dargestellt werden können.

Im Verlaufsniveau des vorderen Schenkels der Scheitelbeuge (Abb. 7) liegt die Kommissurenplatte, die als okzipitaler Abschnitt des Dienzephalondachs die Grenze zum Mesenzephalon markiert. Rostral von der CP sieht man die sackförmige Epiphysenanlage mit ihrem weiten Recessus pinealis und das steil nach basal abfallende membranöse Zwischenhirndach. Die CH ist bei den 16 Tage alten Keimlingen unserer Serien noch nicht zu sehen (vgl. KAPPERS 1960). Nach unseren Beobachtungen kreuzen die ersten Fasern der CH zwischen dem 16. und 17. Tag der intrauterinen Entwicklung das Zwischenhirndach in dem Winkel, der von der Vorderwand der Epiphysenausstülpung und dem Zwischenhirndach gebildet wird.

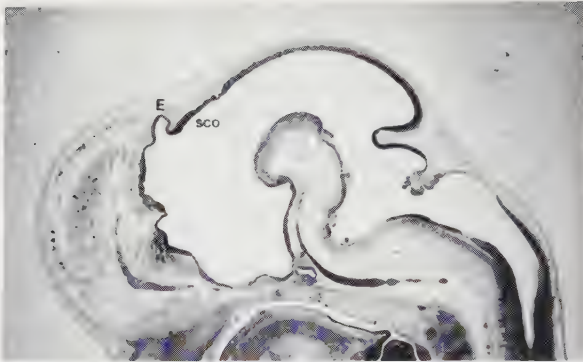
Beim 16 Tage alten Keimling sind die dienzephalen Dachformationen in der Sagittalebene hintereinander angeordnet. Dieses Entwicklungsstadium entspricht in den Modellschemata I + II den Bildern a.

Dem Modellschritt von a zu b entsprechend sind in den Tafeln I und II charakteristische Entwicklungsstufen des Rattenhirns zusammengestellt.

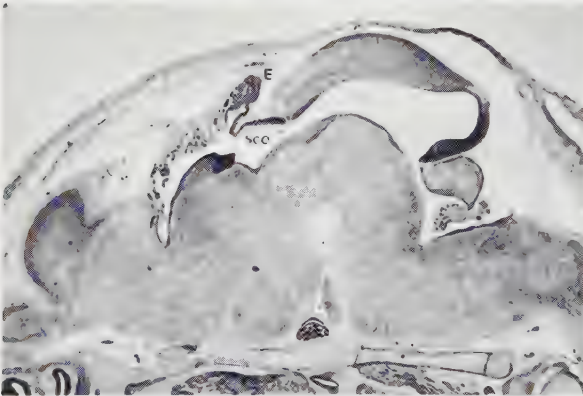
Die Medianschnitte der Tafeln I und II zeigen die unterschiedlichen Wachstumstendenzen von Mittel- und Zwischenhirndach. Während im Mittelhirndach, das seine Lage in bezug auf die Schädelbasis nicht wesentlich ändert, die Höhenzunahme das im Vergleich zu ihr geringe Längenwachstum übertrifft, zeigt sich im Zwischenhirn vor allem eine sagittale Ausweitung der Dachformationen und ihre damit

Tafel I

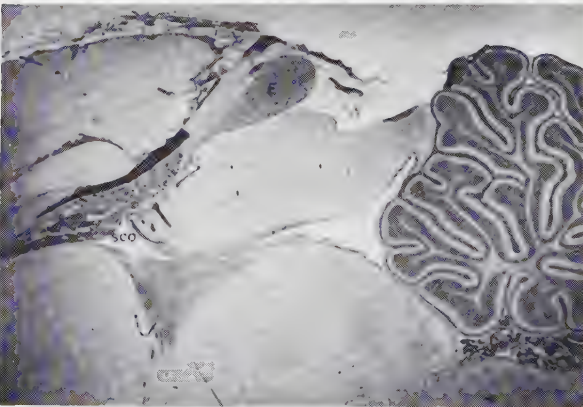
a



b

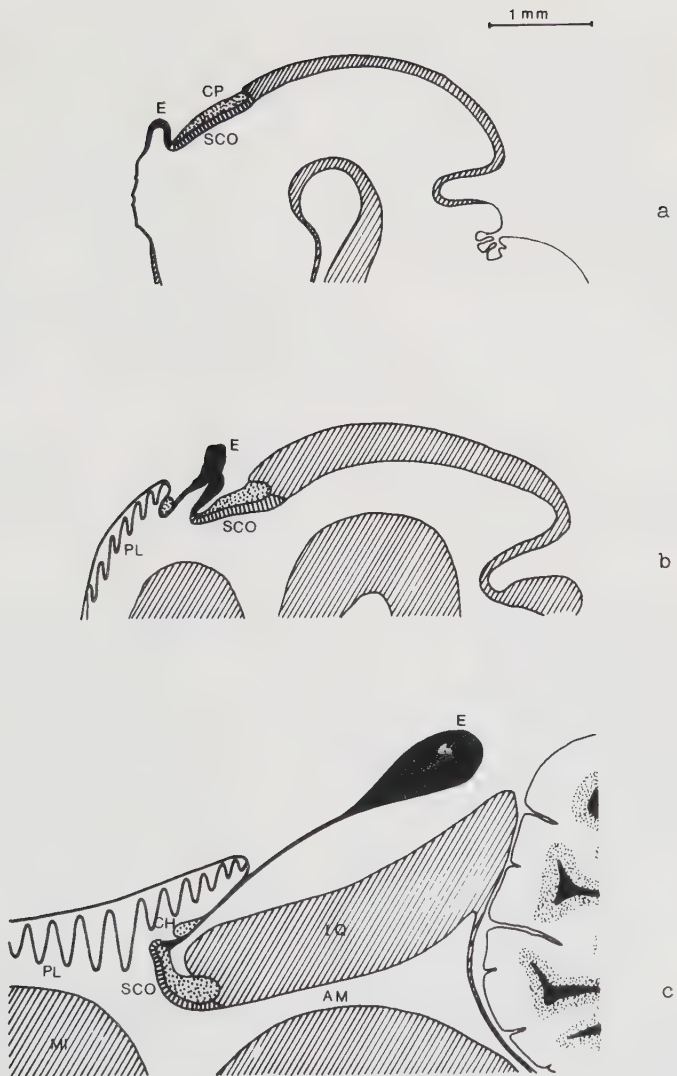


c



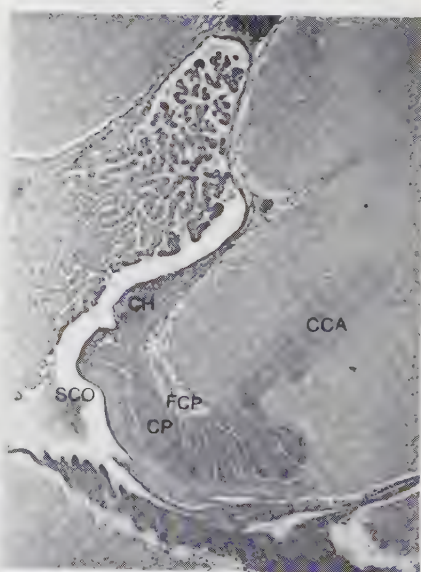
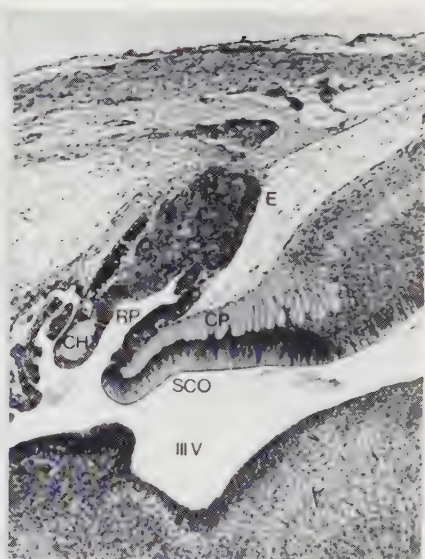
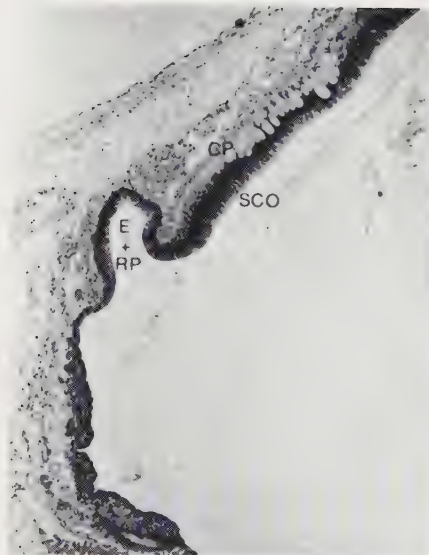
Medianschnitte durch die Schädelanlage eines 16 (a) und eines 20 (b) Tage alten Rattenkeimlings und durch das Gehirn einer 13 Tage alten Ratte (c). Diencephale Dachformationen überwachsen das Mesenzephalondach. Vergr.: 16 : 1.

Tafel II



Schematisierte Medianschnitte durch das Gehirn eines 16 (a) und eines 20 (b) Tage alten Rattenkeimlings und einer adulten Ratte (c). Diencephale Dachformationen überwachsen das Mesencephalon. Aufrichtung der CP - KRABBE (1916) spricht von einer "Reduktion" der Anlage der CP beim Menschen.

Tafel III



3

+

Entwicklung des hinteren Diencephalondachs. Aufrichtung der CP, Rückbildung des Recessus pinealis, Rückwärtsverlagerung der CH, Bildung des Dorsalsacks. 1 = 16 Tage, 2 = 20 Tage alter Rattenkeimling, 3 = 24 Tage altes Jungtier, 4 = adulte Ratte. Vergr. (1 - 4): 52 : 1.

verbundene teilweise Verlagerung auf das Mesenzephalondach. Die hintereinander angelegten di- und mesenzephalen Dachformationen werden in ihrer Genese übereinander und z.T. - in umgekehrter Reihenfolge - sekundär hintereinander angeordnet. Dieser Gestaltungsvorgang führt u.a. zur Aufhebung der beim Embryo zu findenden Scheitelbeuge.

Die Rückwärtsverlagerung des hinteren Zwischenhirndachs und seiner Abkömmlinge wird in den Median-schnitten der Tafel III demonstriert :

Die einzelnen, locker hintereinander liegenden Faserbündel der CP, die sich beim 14 Tage alten Keimling finden, haben sich bei der 16 Tage alten Frucht - Tafel III, 1 - durch Vermehrung und Aneinanderlegen zur quergewölbten Kommissurenplatte formiert. Das hintere Zwischenhirndach zeigt somit eine zweischichtige Struktur - eine innere bzw. subkommissurale Zelllage wird von zusammengebündelten Nervenfasern überlagert. Die sagittale Schnittfläche der Kommissurenplatte liegt beim 16 Tage alten Keimling im Verlaufsniveau des vorderen Schenkels der Scheitelbeuge: der rostrale Pol steht sehr viel tiefer als der okzipitale. Die weitere Entwicklung

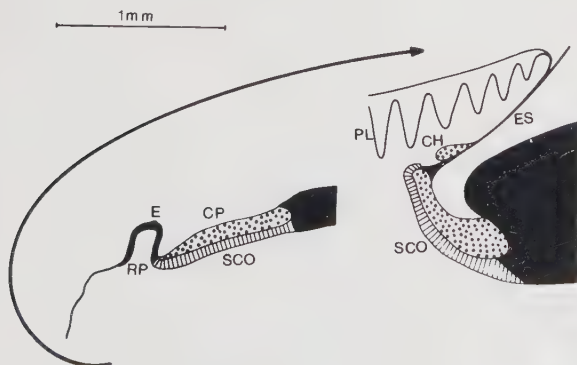


Abb. 8 - Entwicklung des hinteren Zwischenhirndachs - s.Text! a = 16 Tage alter Rattenkeimling; b = adultes Tier.

führt zu einer genauen Umkehrung dieser Lage: beim adulten Tier weist die sagittale Schnittfläche der um fast 90° aufgerichteten CP einen rostral hoch- und einen okzipital tiefgestellten Pol auf. Die Bilder 1 - 4 der Tafel III zeigen, wie die beiden vorderen Drittel der Kommissurenplatte aus ihrer primären Lage in die Horizontalebene und darüber hinaus angehoben werden. Die okzipitalen, unmittelbar vor der Lamina quadrigemina liegenden und z.T. von dieser überwachsenen Fasern der CP zeigen im Gegensatz zu den vorderen "freien", nicht bedeckten Fasern kaum Lageveränderungen. Beim erwachsenen Tier bildet der Längsverlauf von CP und SCO einen nach rostro-basal konvexen Bogen.

Die Entwicklung der Epiphyse der Ratte ist eingehend von KAPPERS (1960) beschrieben. Die Tafeln III und VI zeigen, wie sich die dienzephalie Dachausstülpung der Epiphysenanlage über ein follikulär-proliferatives Stadium (KAPPERS) zu dem nach okzipital auswachsenden kompakten Epiphysenschlauch des Jungtieres verwandelt, aus dem das Corpus pineale der adulten Ratte hervorgeht, das - vor den Colliculi posteriores gelegen - nur über den Epiphysenstiel mit dem interkommissuralen Bereich seiner Anlage verbunden bleibt.

Die Eingangsebene zu dem von der Epiphysenanlage umschlossenen Recessus pinealis wird auf dem Sagittalschnitt von der CH und den rostralen Fasern der CP markiert. Wir fanden die ersten Fasern der CH bei 17 Tage alten Keimlingen - Abb. 9. Auf Frontal- und Paramedianschnitten durch das Gehirn 16 Tage alter Keimlinge lassen sich die schon gut entwickelten Striae medullares thalami bis nahe an die Medianebene verfolgen, so daß

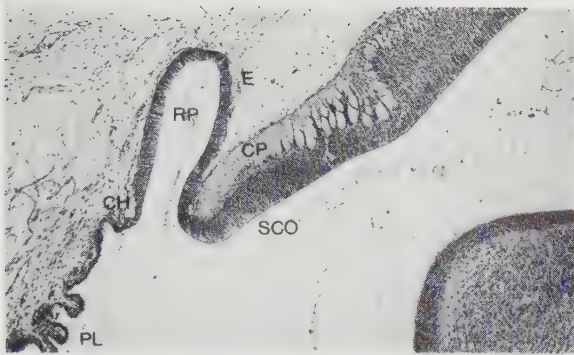


Abb. 9 - Medianschnitt durch das hintere Zwischenhirndach eines 17 Tage alten Rattenkeimlings. Vergr.: 52 : 1.

wir annehmen, daß Nervenfasern dieser lateralen Faserstränge sich zwischen dem 16. und 17. Tag der intrauterinen Entwicklung zur CH formieren, in der sie die Mediane kreuzen.

Im Verlauf der Rückwärtsverlagerung des Diencephalondachs wandern die CH und die von ihr ausgehende Vorderwand des Epiphysensacks über die rostralen Fasern der CP, so daß sie sich der Hinterwand des Epiphysensacks nähern: (vgl. auch Tafel III, 2)

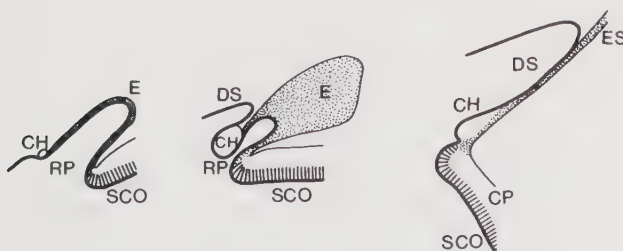


Abb. 10 - Topogenese der Commissura habenularum (CH). Ausbildung des Dorsalsacks. Rückbildung des Recessus pinealis. a = 17 Tage alter Keimling. b = 20 Tage alter Keimling. c = 24 Tage altes Jungtier.

Durch Auflagerung der CH und der Vorderwand des Epiphysensacks auf dessen Hinterwand kommt es schließlich zur vollkommenen Rückbildung des von der Epiphysenanlage umschlossenen Recessus pinealis.

KAPPERS (1960) - der die Entstehung des Epiphysenstiels durch Fusion und Auswachsen der proximalen Anteile von vorderer und hinterer Epiphysenbläschenwand beschreibt - nimmt eine deskriptive Unterteilung des Epiphysenstiels in einen zwischen CH und CP gelegenen proximalen, einen vom Boden des Dorsalsacks bedeckten mittleren und einen freien distalen Teil vor. Die Bildung des Epiphysenstiels durch Fusion und Auswachsen der Epiphysensackwände trifft nach unseren Beobachtungen nur für den mittleren und distalen Teil des Epiphysenstiels zu. Der proximale Epiphysenstiel bzw. die noch genauer zu schildernde Epiphysenstielbasis entspricht dem von der CH überwanderten und nicht von Epiphysensackvorderwand bedeckten Teil der Epiphysensackhinterwand.

Die Rückwärtsverlagerung der CH zeigt altersabhängige und individuelle Unterschiede - Abb. 11. Die CH ist während der frühen postnatalen Entwicklung relativ weit okzipital zu finden, so daß Jungtiere eine lange Epiphysenstielbasis besitzen. Das weitere Wachstum führt zu einer Annäherung der CH an die rostralen Fasern der CP. Bei ausgewachsenen Tieren wird neben unterschiedlichen Längen der Epiphysenstielbasis oft ein direkter Übergang des die CH bedeckenden Ependyms in das von der CP getragene SCO beobachtet. Die genaue Beschreibung der Epiphysenstielbasis, die als breite Platte den rostralen Fasern der CP aufliegt und gabelförmig das SCO umfaßt, erfolgt im nächsten Kapitel.

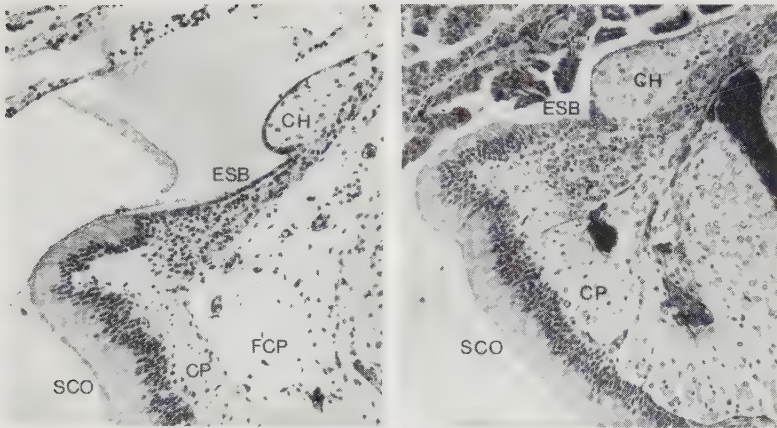


Abb. 11 - Postnatale Entwicklung (= Längenabnahme) der Epiphysenstielbasis. Regio interkommissuralis eines 10 (a) und 13 (b) Tage alten Jungtieres. Vergr.: 140 : 1.

Das nach basal abfallende membranöse Zwischenhirndach des 16 Tage alten Keimlings ist von einem dichten Konvolut zahlreicher Kapillarschlingen überlagert und zeigt mehrere Membraneinfaltungen - die Anlage des Plexus chorioideus (Tafel III, 1). Bei der 17 Tage alten Frucht (Abb. 9) ist das Zwischenhirndach aus der Vertikalen nach oben angehoben. Die ersten Plexuszotten sind erkennbar. Rostral von der CH weist die Dachmembran eine kleine, nach oben gerichtete Aussackung auf, die beim 20 Tage alten Keimling deutlicher ausgebildet ist (Tafel III, 2) und die nach okzipital zum Dorsalsack des adulten Tieres auswächst (Tafel III, 3 + 4). Im Verlauf dieser Dorsalsackbildung umwächst die mediane Ansatzlinie der Lamina tectoria die CH von rostral nach okzipital - Abb. 10 -. Der rostral von der CH angelegte Dorsalsack liegt beim ausgereiften Tier okzipital von der CH.

Die Betrachtung der Topogenese der medianen Epithalamusformationen läßt nur bedingt Rückschlüsse auf die Gestaltung der paramedianen Wandgebiete zu. Der Rückwärtsverlagerung der CH ist z. B. eine entsprechende Verlängerung der zum größten Teil in ihr die Mediane kreuzenden Striae medullares thalami zu entnehmen (vgl. Modellschema II).

Die Tafeln IV und V vermitteln einen Einblick in die Entwicklung der Dienzephalonwand.

Auf die Fragen der keineswegs einheitlich beurteilten di- oder mesenzephalen Zugehörigkeit der CP und ihrer Ursprungsgebiete (Nuclei proprii commissurae posterioris) kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht eingegangen werden.

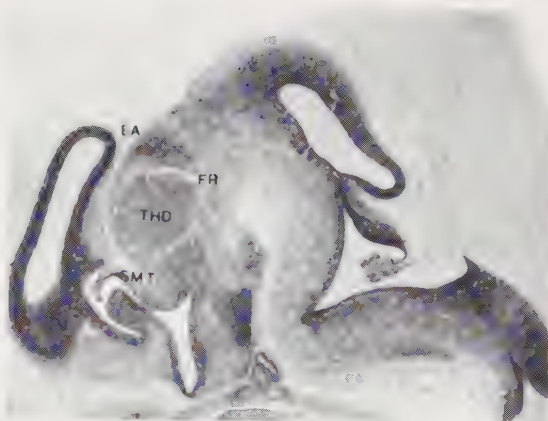
Unsere Aufgabe läßt eine mehr oder weniger willkürliche systematische Festlegung zu, in der wir die prätektalen Ursprungsgebiete der in den meisten deskriptiven Arbeiten als kaudaler Zwischenhirndachabschnitt beschriebenen CP ebenfalls dem Dienzephalon zurechnen (CAJAL 1911; KUHLENBECK u. MILLER 1942; GILLIAN 1943; BUCHER u. NAUTA 1954; STRÖER 1956; NIIMI u. KUSAKA 1962; COGGESHALL 1964).

Unseren Beobachtungen liegt die allgemein akzeptierte dienzephale Wandeinteilung HERRICK's (1910) in Epithalamus, Thalamus dorsalis und ventralis und Hypothalamus zugrunde. Beim Keimling läßt sich die Epithalamusanlage zwischen CP und Tractus habenulointerpeduncularis (= Fasciculus retroflexus MEYNERT) bzw. dem von COGGESHALL (1964) beschriebenen hinteren Thalamusseptum ("posterior thalamic septum") sicher abgrenzen.

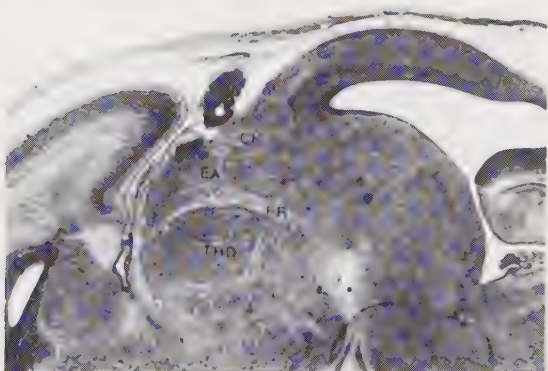
Im Schema der Tafel V ist über die auf die Medianebene projiziert wiedergegebenen dienzephalen Wandformationen - Thalamus und Epithalamus einschließlich Regio praetectalis - der Verlauf des Zwischenhirn-

Tafel IV

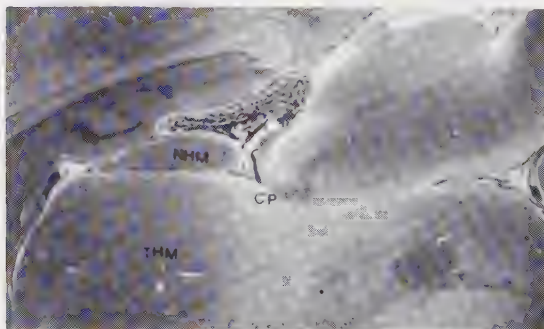
1



2

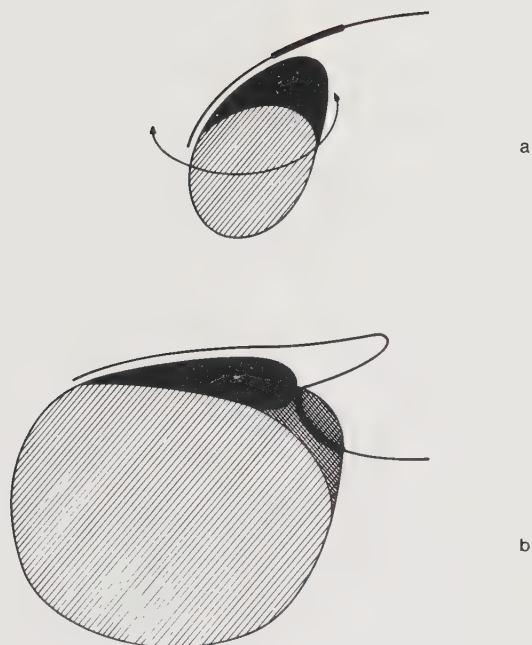


3



Entwicklung der diencephalen Wandformationen - vgl. Tafel V. 1 = 16 Tage,
2 = 20 Tage alter Rattenkeimling.
3 = 24 Tage altes Jungtier. Vergr.: 16 : 1.

Tafel V



Schematisierte Darstellung der wachsenden diencephalen Wand- und Dachformationen. Über die auf die Medianebene projizierten Epithalamus- und Thalamusformationen wurde das Zwischenhirndach (schwarze Linie) einschließlich der Commissura posterior (verstärkte schwarze Linie) gezeichnet. Bild a entspricht dem 16 Tage alten Keimling, Bild b der adulten Ratte.

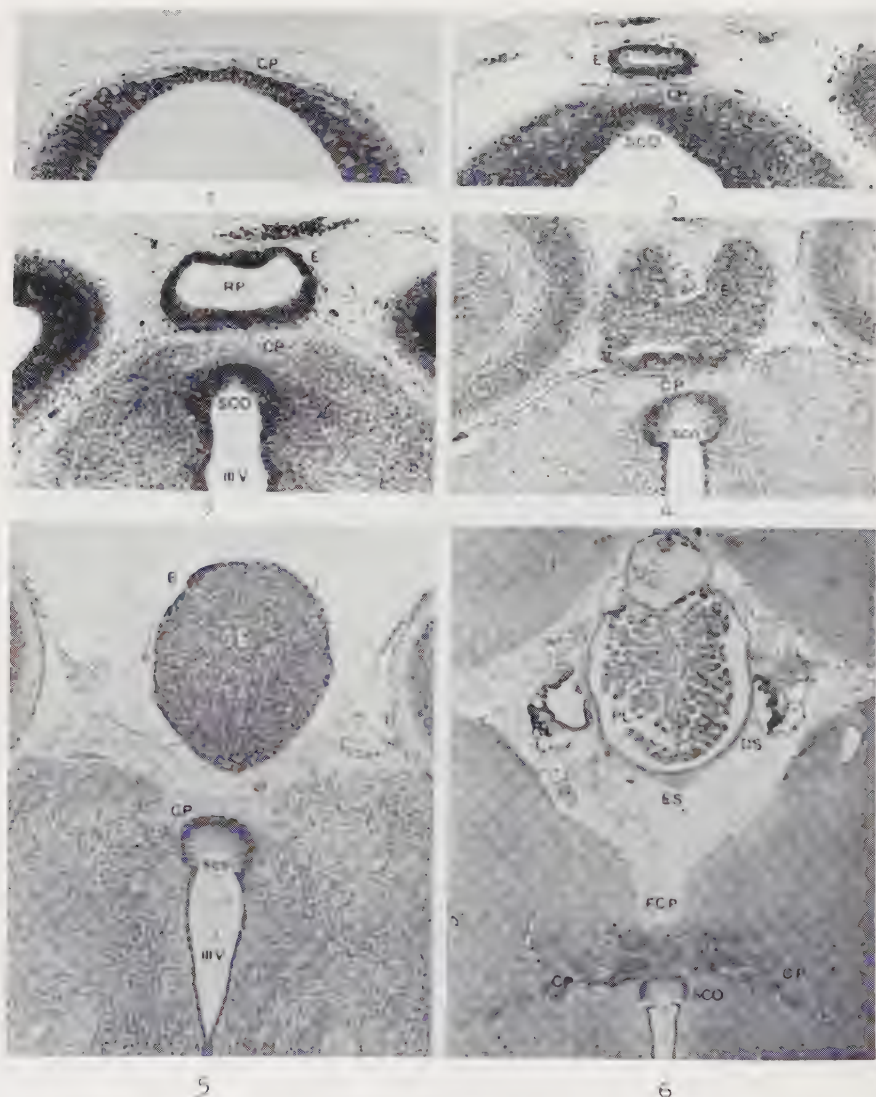
Der zunächst unterhalb der Commissura posterior gelegene Nucleus habenulae medialis wird - auf dem sich vergrößernden Thalamus - nach oben vor die sich aufrichtende Kommissur verlagert.

Epithalamusanlage bzw. Nucleus habenulae medialis = schwarz; Thalamus dorsalis et ventralis = schraffiert; Regio praetectalis = kariert.

dachs gezeichnet.

Bei dem vom Medianschnitt her bekannten 16 Tage alten Keimling (Tafel I, 1) sitzt die Epithalamusanlage als mächtige Polkappe dem Thalamuskomplex auf. Aus der unterhalb der Kommissurenplatte gelegenen Position wird der die Epithalamusanlage repräsentierende Nucleus habenulae medialis auf dem sich in sagittaler wie in lateraler Richtung enorm vergrößernden Thalamus nach oben vor die sich aufrichtenden Fasern der CP gehoben. Die Kommissurenplatte scheint von dem sich beiderseits unter und vor ihr entwickelnden Thalamus bzw. Epithalamus nach oben und hinten abgedrängt zu werden. Die stumpfen Okzipitalpole der Nuclei mediales habenularum liegen beim ausgereiften Tier vor und auf den oberen Fasern der CP. Die aus der aufgezeigten Topogenese resultierende *Syntopie* der dienzephalen Dach- und Wandformationen wird im Kapitel D demonstriert.

Tafel VI



Transversalschnitte durch das hintere Diencephalonsdach verschiedener Entwicklungsstufen: 1 = 14 Tage alter, 2 = 16 Tage alter, 3 = 17 Tage alter, 4 = 20 Tage alter Keimling. 5 = Ratte, 36 Stunden post partum, 6 = 76 Tage altes Jungtier. Entwicklung der Epiphyse, Verkleinerung des Ventrikelkavums, CP wird lateral unter- und überwachsen. In 2 beginnende subkommissurale Ependymdifferenzierung (Säulenzellen). Vergr. (1 - 6): 52 : 1.

C - Morphogenese des SCO:

In der Betrachtung der Formentwicklung des SCO beschränken wir uns auf die Gestaltung der sich vom Wandependym absetzenden subkommissuralen prismatischen Epithelrinne. Befunde aus der spezifischen epithelialen und subepithelialen bzw. hypendymalen Zytogenese werden im Kapitel E besprochen.

Tafel VI gibt einen Überblick über die sich innerhalb des wachsenden Zwischenhirndachs vollziehende Morphogenese des SCO. Die ausgewählten prä- und postnatalen Altersstufen sind durch den unterschiedlichen Entwicklungsstand der Epiphyse charakterisiert. Beim 14 Tage alten Keimling (1) fanden wir noch keine Epiphysenanlage, die sich bei der 2 Tage älteren Frucht (2) als Epiphysenbläschen darstellt. Dieses wachsende Bläschen (3) verwandelt sich über das follikulär-proliferative Stadium (4) und den kompakten Epiphysenschlauch (5) zum Corpus pineale, das nur über den Epiphysenstiel, der z. T. unterhalb des Bodens des Dorsalsacks verläuft (6), mit dem Zwischenhirn verbunden ist.

Am 14. Tag der intrauterinen Entwicklung bilden die ersten, locker gebündelten Fasern der quergewölbten Kommissurenplatte das hintere, sehr breite Dach der Zwischenhirnanlage (1). An dieser Dachkonstruktion beteiligen sich die Kommissurenfasern fast in ihrer gesamten Transversalausdehnung, die bereits etwa die Größenordnung des erwachsenen Tieres erreicht (1 + 6). Die CP steht über große Flächen in mittelbarer Beziehung zu innerem und äußerem Liquorraum. Das Wachstum der di- und mesenzephalen Wand- und

Dachgebiete führt zu einer weitgehenden Reduzierung der von der CP getragenen, breit angelegten Grenzflächen zu beiden Liquorräumen. Bei der adulten Ratte wird der okzipitale Anteil des Zwischenhirndachs nur von einem schmalen, das SCO tragenden Medianbereich (6) der lateral unter- und überwachsenen Kommissurenplatte gebildet.

Beim Keimling besitzt das gestreckte Quergewölbe der Kommissurenplatte in fast seiner gesamten Lateral- und Sagittalausdehnung den membranösen Oberflächenfilm der MLS. Prätektale Kerngebiete (Area praetectalis medialis) und vor allem die tiefen Schichten der Lamina quadrigemina (Stratum griseum profundum et medium colliculorum anteriorum - s. BUCHER u. NAUTA 1954) überwachsen in einem nach rostral offenen Winkel - V-förmig - die kaudalen und lateralen Faseranteile der CP :

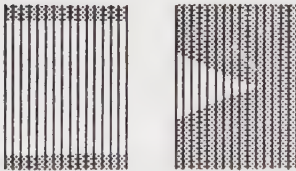
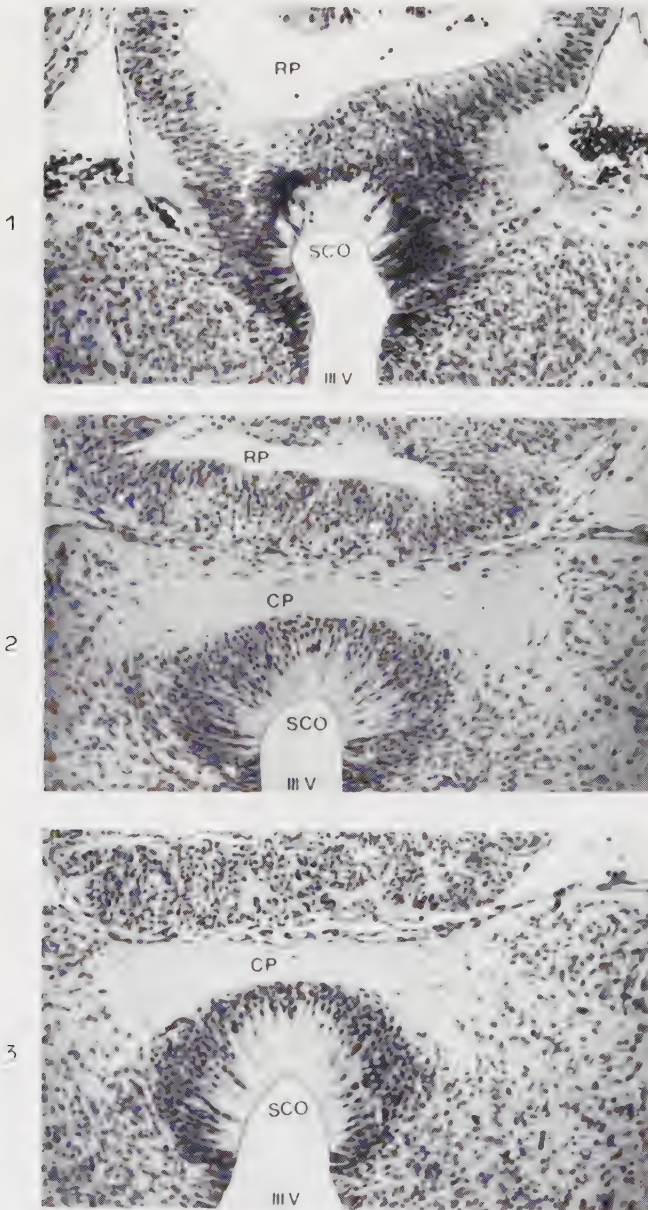


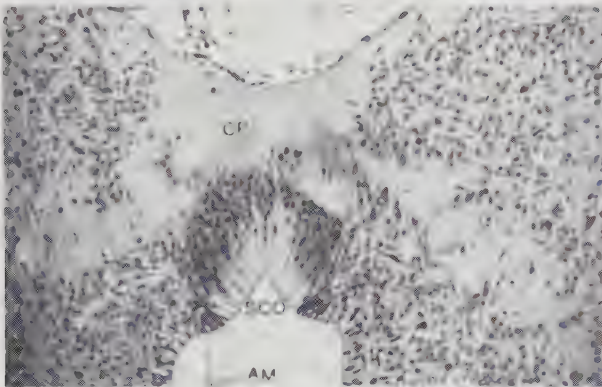
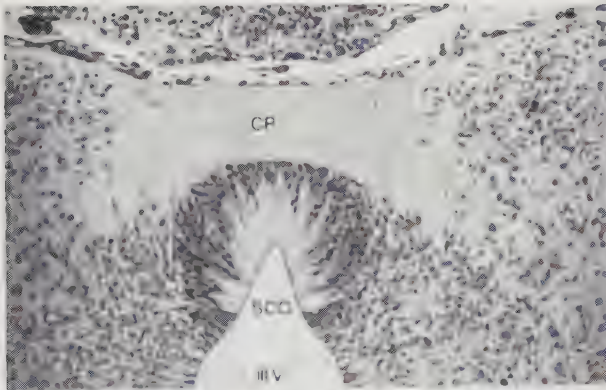
Abb. 12 - Flächen-
gestaltung
der die CP bedeckenden
MLS. CP = schraffiert;
CP überwachsene Dach-
und Wandformationen =
punktiert; MLS = weiß;
a = 14 Tage alter Keim-
ling; b = adulte Ratte.

Beim adulten Tier gleicht die von der MLS gebildete Oberfläche der aufgerichteten CP einem gleichschenkeligen Dreieck, dessen Basis parallel über den vorderen Kommissurenfasern und dessen Spitze median über dem hinteren Kommissurendrittel liegt.

Tafel VII



Frontalschnittfolge durch die CP und das SCO eines 20 Tage alten Rattenkeimlings. 1 - 3 = rostraler Bereich - Fortsetzung in Tafel VIII. Korrespondenz zwischen Kommissurenober- und unterfläche, s. Text. Divergierende intrakommis-



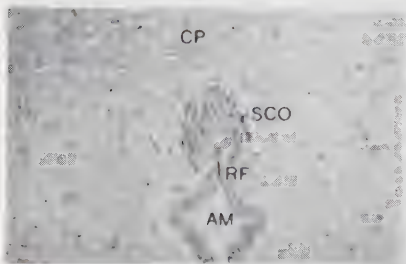
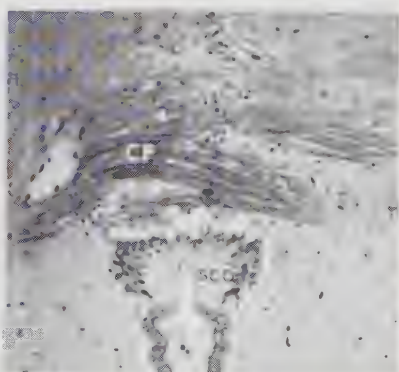
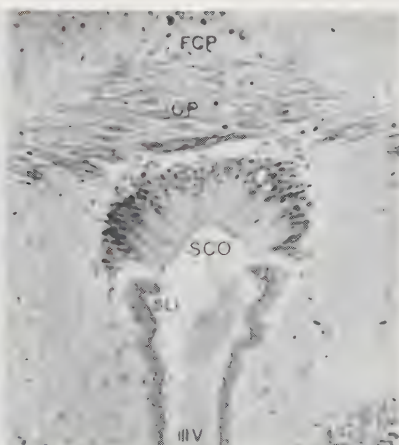
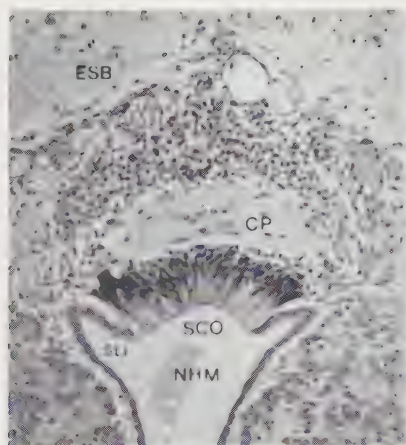
Frontalschnittfolge durch die CP und das SCO eines 20 Tage alten Rattenkeimlings. 4 - 6 = okzipitaler Bereich - Fortsetzung der Tafel VII. Parallel verlaufende und konvergierende intrakommissurale Ependymfasern. Vergr.: 160 : 1.

In der Flächengestaltung der suprakommissuralen MLS sind bestimmte Parallelen zu der Morphogenese des die ventrikuläre Kommissurenfläche bildenden SCO zu erkennen.

Die Tafeln VII und VIII zeigen Transversalschnitte durch das hintere Dienzephalondach eines 20 Tage alten Keimlings (vgl. Tafel III, 2). Die Schnitte geben in ihrer rostro-okzipitalen Folge einen Überblick über Gestalt und Ausdehnung des sich spezifisch differenzierenden subkommissuralen Ventrikeldachs, das den bereits deutlich eingeeengten, sich okzipital etwas verbreiternden Liquorraum in wechselnder Form und Breite überspannt. Der erste Transversalschnitt (1) geht präkommissural durch das SCO in dessen Übergang zu der den Recessus pinealis umfassenden Epiphysenanlage. Die zahlreichen hochprismatischen Subkommissuralzellen bilden hier eine typische Hufeisenformation, die sich unterhalb des rostralen Kommissurendrittels halbkreisförmig umgestaltet (2) und weiter okzipital in eine sich verschmälernde Rinne übergeht (3 - 5). Das rostral die ganze Ventrikelweite umfassende bzw. überdeckende SCO bildet als okzipital auslaufende Epithelleiste (6) nur noch das Mittelstück des Ventrikeldachs. Die auf diese Weise frei bleibenden, nicht von Subkommissuralzellen besetzten lateralen Anteile des Ventrikeldachs sind in ihrem Übergang zur Ventrikelwand nach oben gezogen und bilden so Sulci laterales, die sich entlang der subkommissuralen Ependymdifferenzierung nach rostral fortsetzen werden.

Während beim 20 Tage alten Keimling zwischen Ventrikelweite und Transversalausdehnung des SCO kein Zusammenhang zu erkennen ist, besteht eine auffallende Korrespondenz in der Flächenentwicklung

Tafel IX



Transversalschnittfolge durch das SCO des 24 Tage alten Jungtieres. Bilder 1 + 2 entstammen einer Horizontal-, Bilder 3 - 6 einer Frontalserie - s.Text. Vergr.: 160 : 1.

zwischen SCO und der freien, von der MLS bedeckten Kommissurenoberfläche. Die rostralen Anschnitte (2 + 3) zeigen ein weites, halbkreisförmig den Ventrikel überspannendes SCO und eine noch breitere freie Kommissurenoberfläche, der die Epiphysenanlage aufgelagert ist. Der sich nach okzipital dreiecksförmig verkleinernden freien Kommissurenoberfläche (Abb. 12) geht die rinnenförmige Verschmälerung der subkommissuralen Ependymdifferenzierung parallel (4 + 5). In Bild 6 ist unter den vollkommen überwachsenen, keine freie Oberfläche mehr besitzenden okzipitalen Kommissurenfasern nur der schmale Keil des auslaufenden SCO zu sehen.

Tafel IX enthält eine rostro-okzipitale Transversalschnittfolge durch das SCO 24 Tage alter Geschwistertiere. Die Morphologie des SCO dieser Altersstufe entspricht der Anatomie des in die Geschlechtsreife eintretenden Tieres.

Bei dem horizontal eingestellten SCO der 20 Tage alten Frucht (Tafel III, 2) lieferte die Frontalserie parallel der Zellachsen liegende und somit profilgerechte Transversalschnitte durch das ganze Organ. Um annähernd profilgerechte Transversalschnitte durch das aufgerichtete SCO des 24 Tage alten Jungtieres (vgl. Tafel III, 3) zu erhalten, wurden die in Tafel IX gezeigten rostralen Schnitte (1 + 2) einer Horizontalserie, die okzipitalen Schnitte (3 - 6) einer Frontalserie entnommen. Beide Serien entstammen gleichaltrigen und gleichschweren männlichen Geschwistertieren.

Beim Vergleich der prä- mit der postnatalen Entwicklungsstufe (Tafeln VII - IX) fällt auf, daß sich die Morphogenese des SCO - Teil der sich verkleinernden Ventrikelwand - von einem bestimmten Reifungsstadium ab nicht auf dem Boden einer Substrat- bzw. Parenchymvermehrung, sondern -abnahme vollzieht.

Das ausdifferenzierte SCO und die durch diesen Zellkomplex verbundenen Ventrikelwände geben dem Liquorraum im Übergangsbereich vom III. Ventrikel zum Aquaeductus mesencephali das in den schematisierten Profilschnitten der Abb. 13 wiedergegebene Oberflächenrelief :

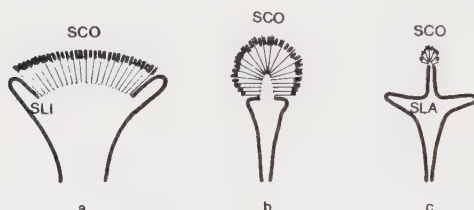


Abb. 13 - Der subkommissurale Ventrikelraum. Profilschnitte durch die Pars rostralis (a), media (b) und postkommissuralis (c). Schwarze Linie = Ependym.

Die Ränder der weiten, flachen Mulde, zu der sich die Apikalpole der Subkommissuralzellen rostral formieren (a), werden im mittleren Organdrittel gleichsam nach innen geschlagen und einander genähert, so daß sie eine tiefe Rinne bilden, deren Wände zunächst in ganzer Höhe von hochprismatischen Subkommissuralzellen besetzt sind (b). Unterhalb der okzipitalen Kommissurenfasern und in einem kurzen postkommissuralen Bereich kommt es zu einer spaltbildenden Annäherung der Sulcuswände, aus denen sich die an Länge abnehmenden Subkommissuralzellen nach oben - in die Umschlagsfalte - zurückziehen. Zwischen den tiefen Sulci laterales der Aquäduktmündung findet sich eine hohe Fissura mediana, der die wenigen, noch spezifisch differenzierten Zellen des postkommissural auslaufenden "Subkommissural"-organs im Querschnittsbild kappenartig aufsitzen (c). Die aus den Wänden des

Aquaeductus mesencephali kommenden Sulci laterales (c) legen sich unterhalb der okzipitalen Kommissurenfasern - dort, wo die Fissura mediana ganz von Subkommissuralzellen besetzt und zur eigentlichen Subkommissuralrinne geweitet wird - unmittelbar dem SCO an (b) und umziehen als Sulci limitantes das SCO fast in seiner gesamten Zirkumferenz (b - a). Zu diesen Grenzfurchen senkt sich das einschichtige kubische Ependym entlang der randständigen Subkommissuralzellen in die Tiefe, die - der Höhe dieser Zellen folgend - in rostraler Richtung zunimmt (Tafel IX, 4 - 1).

Das SCO der ausgereiften Ratte stellt einen von seiner Umgebung gut abzugrenzenden Zellverband charakteristischer Zytologie und Zytoarchitektur dar (Kapitel E). Die von den Apikalpolen der Subkommissuralzellen gebildete Oberfläche geht in einer scharfen Grenze in das viele Zilien tragende Ependym über, das entlang der Längsseiten des SCO in Form der beschriebenen Sulci limitantes ausgelegt ist. Nehmen wir der Umgebung des SCO den Ependymmantel, so findet sich die subkommissurale Epithelrinne in ihrem okzipitalen und mittleren Drittel eingebettet in das die Ventrikelwand bildende zentrale Höhlengrau. Vor den aufgerichteten rostralen Kommissurenfasern wird die Substantia grisea centralis von den Nuclei habenularum mediales aus der Ventrikelwand und der unmittelbaren Umgebung des SCO verdrängt (Tafel IX, 1). Das zwischen diesen Kernen hochziehende breite SCO schlägt sich zungenartig auf die oberen Kommissurenfasern, wo es von der Epiphysenstielbasis umfaßt wird. Die Mikroanatomie des Rostralpols des SCO ist der Schemazeichnung Abb. 14 zu entnehmen, in der die oberen Kommissurenfasern mit dem aufgelagerten und von der Epiphysenstielbasis zungenartig umfaßten SCO dargestellt sind :

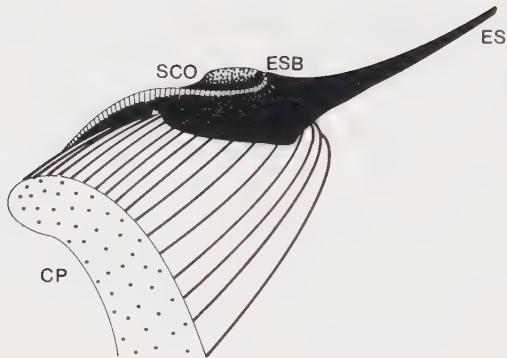


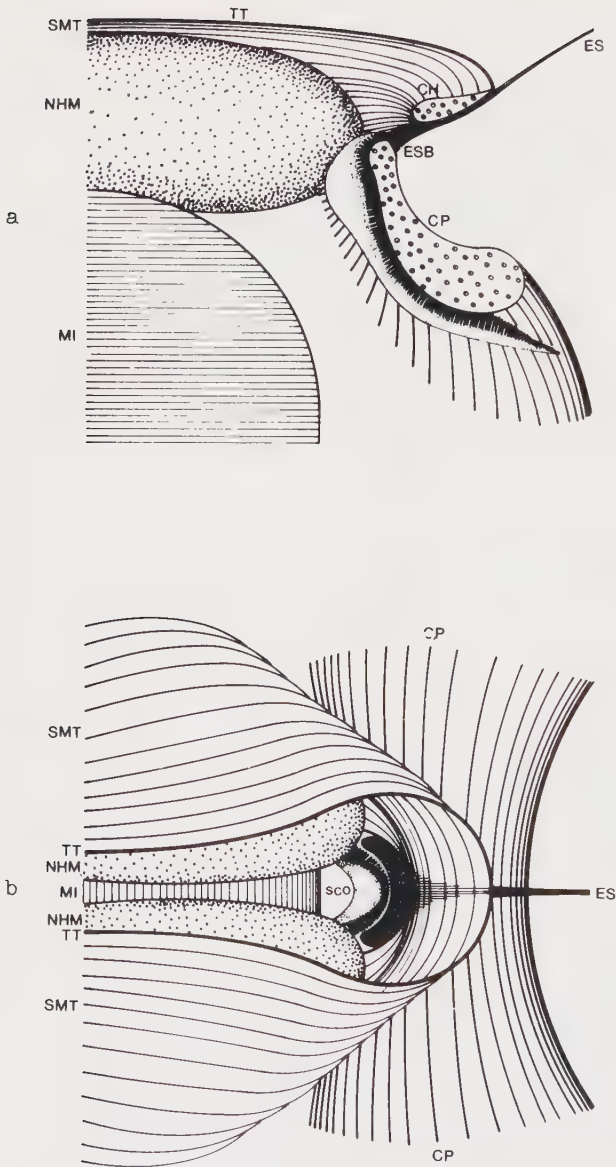
Abb. 14 - Mikroanatomie des Rostralpols des SCO. das zungenförmig den oberen Kommissurenfasern aufgelagerte SCO wird von der Epiphysenstielbasis umfaßt.

In der Vorgeburtsperiode findet sich präkommissural ein fließender, keine scharfe Grenze bildender Übergang zwischen der subkommissuralen Ependymdifferenzierung und der Hinterwand des Epiphysenbläschens. Aus dieser Indifferenz führen Zyto- und Morphogenese sowohl auf epiphysärer wie auf subkommissuraler Seite zu einer eindeutigen gegenseitigen Demarkation. Im Laufe dieses Vorgangs scheint sich der Übergangsbereich zwischen SCO und Epiphysensackhinterwand bzw. Epiphysenstielbasis aus der Regio praecommissuralis auf die vordere Regio supracommissuralis zu verlagern. Die sich spezifisch differenzierende Kommissuren-"unterfläche" wird auf die Kommissurenoberfläche ausgedehnt, wo sie in einem okzipital konvexen Bogen begrenzt wird. Dieser Rostralpol des SCO wird von der rostral konkaven Platte der Epiphysenstielbasis umfaßt, deren seitliche Arme bis an die Nuclei habenularum mediales heranreichen (Tafel IX, 1).

Die breite, im Medianbereich relativ hohe Epiphysenstielbasis geht okzipital nach kurzem Verlauf in den sehr dünnen Epiphysenstiel über.

Nach Schilderung der Topo- und Morphogenese des SCO werden Lage und Form dieser Ependymdifferenzierung an Hand graphischer und plastischer Rekonstruktionen demonstriert (Kapitel D).

Tafel X



Graphische Rekonstruktion der hinteren Epithalamusregion. Die Epithalamusformationen in ihrer Syn top i e. Siehe Text.
a = Darstellung von der Medianebene aus, b = obere Aufsicht.

D - Lage und Form des SCO :

Die folgenden graphischen und plastischen Modelle wurden nach Horizontal-, Frontal- und Sagittalserien durch das Di- und Mesenzephalon 24 Tage alter Geschwistertiere angefertigt (s. Material und Methoden). Topo- und Morphologie des SCO dieser Altersstufe entsprechen dem Entwicklungsstand des in die Geschlechtsreife eintretenden Tieres. Beim Jungtier bot die - gegenüber der alten Ratte - noch nicht voll ausgewachsene Umgebung des SCO in ihrer Übersichtlichkeit gute Bedingungen zur Rekonstruktion.

Die Schemazeichnungen der Tafel X demonstrieren das SCO und die es umgebenden Epithalamusformationen in ihrer Syn topi e. Bild a enthält eine von der Medianebene aus gesehene Darstellung der rechten hinteren Epithalamusregion, die in ihrer bilateralen Symmetrie als Aufsichtszeichnung in Bild b wiedergegeben ist. Zur leichteren Orientierung wurden die sich in beiden Bildern entsprechenden Formationen i. S. der Projektion über- bzw. untereinander gezeichnet. Die Striae medullares thalami, die aus diesen hervorgehende CH und die CP wurden als Faserverbände, nicht in ihrer Faserarchitektur dargestellt. Das membranöse Dach des III. Ventrikels wurde einschließlich des Dorsalsacks und des Plexus chorioideus in beiden Zeichnungen nicht berücksichtigt. Wir haben die "Abrißlinie" des Ventrikeldachs als die aus der makroskopischen Präparation bekannte Taenia thalami (dicke schwarze Linie) in den Übergang der Fasern führenden Striae medullares thalami und CH in die membranösen Strukturen des Ventrikeldachs bzw. des Dorsalsacks gelegt.

Bild a zeigt das in der Medianebene durchtrennte hintere Epithalamusgebiet. Angeschnitten sind die CH, der mediane und proximale Anteil des Epiphysenstiels, die CP, das von ihr getragene SCO und die Massa intermedia thalami.

Das SCO liegt den rostralen Kommissurenfasern auf, um die es nach basal zieht. In einem zum Ventrikel konvexen Bogen folgt die sich verschmälernde subkommissurale Epithelrinne dem Längsverlauf der Kommissurenplatte nach okzipital. Das SCO endet postkommissural in einem Bereich, der der Öffnung des Aquaeductus mesencephali entspricht. Die weiteste Oberflächenausdehnung besitzt das SCO in Höhe des vorderen Kommissurendrittels. Hier reicht es lateral bis vor den Nucleus habenulae medialis, dessen stumpfer Okzipitalpol hinter bzw. neben dem SCO auf den oberen Kommissurenfasern liegt. In seinem oberen Abschnitt wird der konvexe Längsverlauf des SCO durch eine flache Kavität unterbrochen (vgl. Tafel III, 3 + 4), dank der der Sagittalverlauf des SCO der Ratte u. a. als S-förmig beschrieben wird (REICHOLD 1952). Wir glauben, daß die Bilder einer größeren Einziehung im vorderen Bereich des SCO in erster Linie durch nicht genau in der Medianebene orientierte Schnitte zustande kommen. Der Bereich der größten lateralen Ausweitung des SCO (vgl. Tafel XI) stellt sich auf außerhalb der Medianebene geführten Schnitten als eine den Längsverlauf unterbrechende Kavität dar, die in dem oft gezeigten Ausmaß Produkt ungenauer Orientierung sein dürfte (so auch in Tafel III, 4).

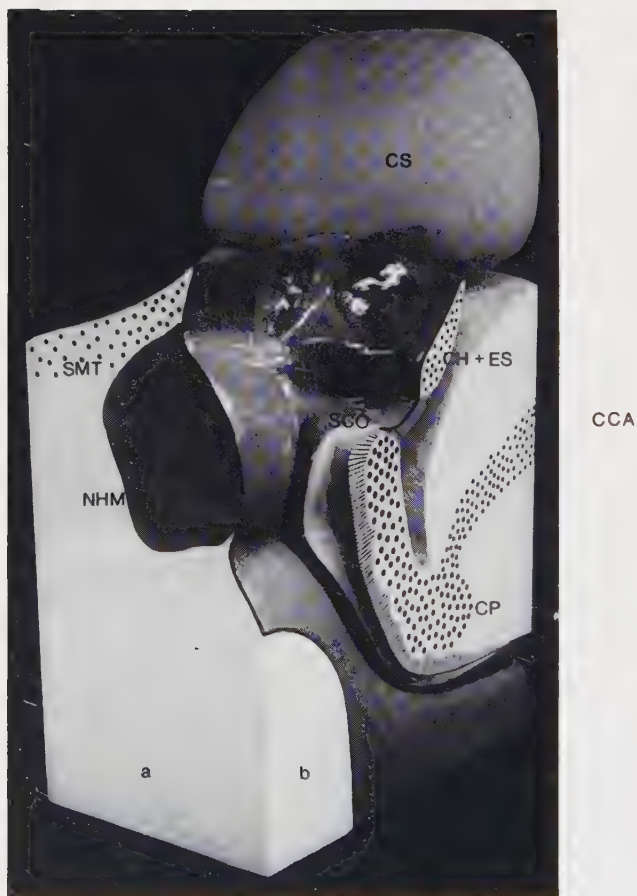
Zum Verständnis der Syntopie der über der CP liegenden Epithalamusformationen wird Bild a mit Bild b verglichen.

Der auf den oberen Fasern der CP liegende zungenförmige Rostralpol des SCO wird von der breiten, rostral konkaven Epiphysenstielbasis umfaßt, deren laterale Ausläufer sich auf den Kommissurenfasern nach rostral bis an die Nuclei habenularum mediales erstrecken.

Von dem breiten Band der Striae medullares thalami werden die Nuclei habenularum laterales ganz, die Nuclei habenularum mediales bis auf einen schmalen medialen, in den oberen Ventrikelraum ragenden Bereich bedeckt. Während die medialen Faserzüge der Striae medullares thalami die Mediane in der CH am weitesten okzipital kreuzen, bilden die lateralen, sehr zahlreichen Fasern der Striae medullares den dicken Vorderrand der im Sagittalschnitt tropfenartig erscheinenden CH. Die durch die Überschneidung der Fasern entstehenden Höhlungen umfassen bds. die Okzipitalpole der Nuclei habenularum mediales. Die Faserschlinge der CH liegt in individuell unterschiedlicher Entfernung hinter dem aufgerichteten Vorderrand der Kommissurenplatte. Im so entstehenden interkommissuralen Bereich wird die Ventrikelwand von der Epiphysenstielbasis gebildet, die sich unterhalb der CH zum Epiphysenstiel verjüngt.

Der spaltförmige III. Ventrikel erweitert sich über der CH und dem ihr vorgelagerten Anteil der Epiphysenstielbasis zu einer weiten Ventrikelnische, die sich als Dorsalsack weit nach okzipital fortsetzt. CH, Striae medullares thalami und Nuclei habenularum mediales lassen in ihrer Syntopie ein Trichterbecken erkennen, das entlang dem SCO zum Aquaeductus mesencephali drainiert wird.

Tafel XI

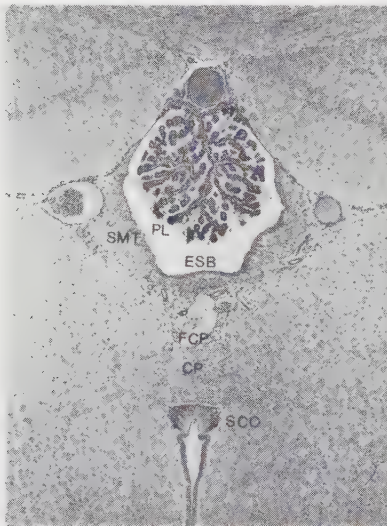


Plastisches Modell des di-mesenzephalen
Dachbereichs - rechte Hälfte - s. Text.
Schnittflächen weiß: a = rostrale Frontalebene;
b = Medianebene.

Die aus der Syntopie der das SCO umgebenden Epithalamusformationen resultierende komplexe Gestalt der hinteren Epithalamusregion wird am plastischen Modell der Tafel XI demonstriert. Das Modell entspricht einem Gewebseblock, der von einem Medianschnitt aus einen Teil des rechten di-mesenzephalen Dach- und Wandbereichs umfaßt (vgl. Tafel X, a). Auch in dieser Rekonstruktion wurde das membranöse Ventrikeldach einschließlich des Dorsalsacks und des Plexus chorioideus nicht berücksichtigt. Der Medianschnitt erfaßt den rostralen Bereich der Lamina quadrigemina mit der Commissura colliculi anterioris, die CH, einen Teil des Epiphysenstiels mit der Epiphysenstielbasis, die CP, das SCO und die Massa intermedia thalami. Der Frontalschnitt führt durch die medialen Bereiche von Epithalamus und Thalamus dorsalis. Schematisiert hervorgehoben wurden in dieser Ebene nur die Querschnitte des Nucleus habenulae medialis und der darüber liegenden medialen Fasern der Stria medullaris thalami.

An dem in medio-frontaler Aufsicht abgebildeten Modell imponiert die Form des in seiner Ependymauskleidung gezeigten Ventrikelraums. Der schmale, von der Massa intermedia zusätzlich eingeengte Ventrikelspalt öffnet sich nach oben in die weite epithalamische Ventrikelniesche, die wir in Tafel X, b mit einem Trichterbecken verglichen haben, zu dessen Umrandung sich die in ihrer bilateralen Symmetrie vorzustellenden Striae medullares thalami, die CH und die Nuclei habenularum mediales formieren. KAPPERS (1960) bezeichnet den hinteren Dorsalsack, auf dessen Homologie mit dem Recessus suprapinealis des Menschen er verweist, als "Recessus suprahabenularis".

Wir möchten diese Bezeichnung aus topogenetischen und topographischen Überlegungen heraus (s. Diskussion) allein der von der CH umschlossenen Ventrikelniesche vorbehalten und sie nicht auf den erst okzipital von der CH beginnenden Dorsalsack ausdehnen (vgl. Kapitel B, Abb. 10).



In situ wird der weite Recessus suprahabenularis zeltartig überspannt von der dünnen Lamina tectoria, die sich nach okzipital zum Dorsalsack ausstülpt. Im nicht eröffneten Liquorraum zeigt der aus dem eigentlichen Ventrikel herausgehobene Plexus chorioideus im Recessus suprahabenularis seine mächtigste Entfaltung - s. Abb. 15.

Abb. 15 - Recessus supra-
habenularis.
Ratte, 24 Tage. Vergr.: 52:1.

Der interkommissurale Ependymbezirk, der den der CH vorgelagerten Anteil der Epiphysenstielbasis überzieht und sich in Form des Recessus intercommissuralis unter die CH erstrecken kann, wird als Lamina intercalaris bezeichnet (vgl. KAPPERS 1960).

Zwei Furchen der Ventrikelwand ziehen in die seitliche Umrandung des Recessus suprahabenularis, wo sie ineinander übergehen : der die Grenze

zwischen Thalamus dorsalis und Epithalamus markierende, dem Unterrand des Nucleus habenulae medialis folgende Sulcus diencephalicus dorsalis und der über dem Nucleus habenulae medialis unter den überstehenden Fasern der Stria medullaris thalami verlaufende Sulcus diencephalicus supremus. Beide Furchen zusammen können als ventrikuläre Grenzfurche des Nucleus habenulae medialis aufgefaßt werden, die sich vom Unterrand dieser Kernformation im Recessus suprahabenularis auf deren Oberrand schlägt. Der aus der Wand des Aquaeductus mesencephali kommende Sulcus lateralis schließt sich unterhalb der CP dem SCO als zunächst flacher Sulcus limitans an, der - sich wieder vertiefend - unterhalb des Nucleus habenulae medialis in den Sulcus diencephalicus dorsalis mündet und nach kurzem gemeinsamen Verlauf mit diesem auf der Lamina intercalaris ausläuft.

Das SCO ist als median geschnittene Epithelrinne erkennbar, unter welcher der wohl zum größten Teil im Recessus suprahabenularis vom Plexus chorioideus sezernierte Liquor cereбрalis zum Ductus SYLVII abtransportiert wird. Das SCO hat seine weiteste Lateralausdehnung neben dem Nucleus habenulae medialis in Höhe des Sulcus diencephalicus dorsalis, verschmälert sich nach basal und okzipital und zieht sich postkommissural in die Umschlagslinie der Fissura mediana aquaeductus mesencephali zurück (vgl. Abb. 13).

Der äußere Liquorraum über bzw. hinter der CP - die Fossa commissurae posterioris RETZII - ist in situ sehr schwer einsehbar und kann an unserem Modell nur in seiner medianen Begrenzung gezeigt werden, die von dem Epiphysenstiel, der freien

Oberfläche der CP und der Lamina quadrigemina gebildet wird.

Die einem umgekehrten gleichschenkeligen Dreieck vergleichbare Oberfläche der aufgerichteten CP (s. Abb. 12) stellt die frontale Wand einer dreiseitigen flachen Pyramide dar, mit der die Form der Fossa commissurae posterioris verglichen werden kann. Die lateralen, nach okzipital konvergierenden Wände dieser umgekehrten Pyramide werden von den V-förmig über die CP gewachsenen di-mesenzephalen Dachformationen gestellt. Die okzipitale mediane Kante der Pyramide erstreckt sich als Sulcus medianus zwischen die Colliculi dextri et sinistri auf die Lamina quadrigemina. Als Grundplatte der auf der Spitze stehenden Pyramide können die Epiphysenstielbasis, die ihr aufgelagerte CH und der Dorsalsackboden angesehen werden.

E - Befunde aus der Zyto- und Histogenese
des SCO (Strukturentwicklung) :

Zyto- und Histogenese des SCO der Ratte sind Gegenstand zahlreicher licht- und elektronenmikroskopischer Untersuchungen (ausführliche Literaturzusammenstellungen bei LENYS, R. 1965 und PALKOVITS, M. 1965). Wir beschränken uns auf eine Auswahl solcher strukturgeenetischer Befunde, die die "spezifische" subkommissurale Ependymdifferenzierung näher charakterisieren und die im Rahmen der Lage- und Formentwicklung des SCO von Interesse sind.

Stammzelle aller Subkommissuralzellen - der epithelialen wie der subepithelialen Formenreihe - ist der das Ventrikelkavum begrenzende Ependymozyt, der über periphere Zellfortsätze an der Bildung der Membrana limitans superficialis (MLS) beteiligt ist.

Tafel VI enthält in gleicher Vergrößerung wiedergegebene Transversalschnitte durch das hintere Dienzephalondach verschieden alter Tiere, die die Entwicklung der epithelialen Subkommissuralzellen aus den subkommissuralen Ependymozyten demonstrieren :

Die dienzephale Ventrikelanlage des 14 Tage alten Keimlings (1) wird von einer noch weitgehend undifferenzierten spongioblastösen, sehr zell-dichten Hirnwand umschlossen, in welcher der ebenfalls zelldichte und deshalb sehr gut maskierte ventrikuläre Ependymozytensaum nur schwer zu erkennen ist. Zunehmende Wanddifferenzierung und -strukturierung führen zu einer Demaskierung des relativ hohen Ependymozytenwalls (2 - 4), in dem es

nach dem 15. Tag der intrauterinen Entwicklung unterhalb der CP zur Bildung von Säulenzellen kommt, die durch ihre Kernverlagerung nach basal^(x) bzw. ihren dadurch hellen kernfreien Apikalbereich auffallen (2). Bis zum 17. und 18. Tag der vorgeburtlichen Entwicklung können sowohl der wandständige Ependymozytensaum als auch die sich differenzierenden Subkommissuralzellen als ein zusammenhängender, geschlossener Zellverband betrachtet werden, der in sich durch regional unterschiedliche Zellhöhen und Kernlagen gegliedert ist (3). Zunehmendes Längenwachstum der subkommissuralen Säulenzellen und Verschmälerung des sich zum Ependym umformenden parietalen Ependymozytensaums führen etwa ab dem 18. Tag zu einer deutlich werdenden Isolierung der hohen prismatischen Dachzellen innerhalb des Ventrikelepithels.

Parietale Ependymozyten und Subkommissuralzellen scheinen neben trennenden auch gemeinsamen zyto- und histogenetischen Entwicklungstendenzen zu unterliegen. So wird z. B. die pränatal in der parietalen Ventrikelauskleidung festgestellte Reduzierung der Zell- bzw. Epithelhöhe postnatal auch im subkommissuralen Ventrikeldach beobachtet. 36 Stunden post partum (5) sind sehr viel höhere subkommissurale Epithelzellen zu sehen als beim

 (x) Anmerkung zur Nomenklatur:

In den topographischen Untersuchungen dieser Arbeit wird mit der Richtungsbezeichnung b a s a l zur Schädelbasis gewiesen. Hier wird b a s a l als ausschließlich zellbezogene Richtungsangabe verwendet, die vom ventrikulären Apikalpol zur kommissuralen Basis der Subkommissuralzelle deutet.

24 Tage alten Jungtier (6). Ein die Ventrikelauskleidung in ihrer Gesamtheit betreffendes histogenetisches Charakteristikum ist die Verringerung der Zell- bzw. Zellkernzahl, die durch das Auswandern epithelialer Zellen in die intramurale Peripherie zustande kommt. Von diesem Zellverlust scheint die subkommissurale Epithelformation später betroffen zu werden als der parietale Ependymverband. Das gesamte - Dach- und Wandbereich umfassende - Ventrikel-epithel zeigt sich auf dem Querschnittsbild in der kleinen Ventrikelwand des ausdifferenzierten Gehirns absolut zellärmer als in der großflächigeren Ventrikelwand ontogenetischer Vorstufen. Bestätigungen dieser Beobachtungen durch Zellzählung und -messung liegen noch nicht vor.

Das Ergebnis der spezifischen subkommissuralen Zytogenese ist die epitheliale Subkommissuralzelle, deren typisches lichtmikroskopisches Bild in Abb. 3 a gezeigt wird. Die hohen, sehr schlanken Subkommissuralzellen bilden in Fächerformation das hintere Dach des III. Ventrikels. Aus den ungleichen Zelllängen resultiert eine mehrreihige Anordnung der basal gelagerten, längsovalen Kerne, die z. T. sehr tiefe, für sie charakteristische Membraneinfaltungen besitzen. Alle in der Fächerformation liegenden prismatischen Zellen erreichen mit ihren sich verjüngenden Apikalpolen das Ventrikellumen, in das sie mit fingerförmigen - lichtmikroskopisch teils blasig imponierenden - Zellausstülpungen hineinragen. Diese intraventrikulären, zottenähnlichen Zellfortsätze sind mit mindestens 1 - 2 - an den Basalkörperchen ausgezählten - Zilien besetzt.

Die lateralen Ränder der subkommissuralen Epithelrinne, in denen die Zellen in der Regel nicht ganz die Durchschnittslänge ihrer medialen Nachbarzellen erreichen, bilden in ihrer postkommissuralen Konvergenz das okzipitale Ende des SCO. Hier ziehen sich die an Zahl und Länge abnehmenden "Sub"-kommissuralzellen in die Umschlagsfalte der Fissura mediana ductus SYLVII zurück. Der zellarme postkommissurale

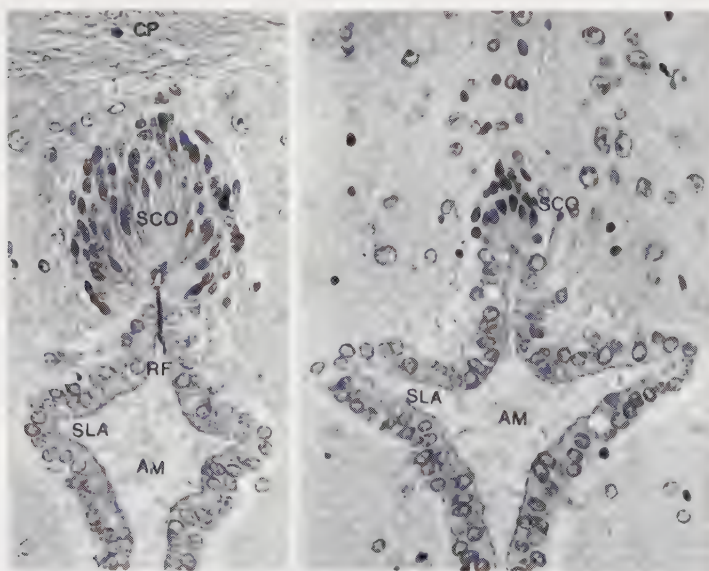


Abb. 16 - Transversalschnitte durch den okzipitalen bzw. postkommissuralen Anteil des SCO.
24 Tage altes Jungtier. Vergr.: 400 : 1.

Anteil des SCO - Abb. 16 - läßt erkennen, daß wirklich jede polar differenzierte prismatische Zelle mit ihrem Apikalpol das - hier spaltförmige - Ventrikellumen erreicht.

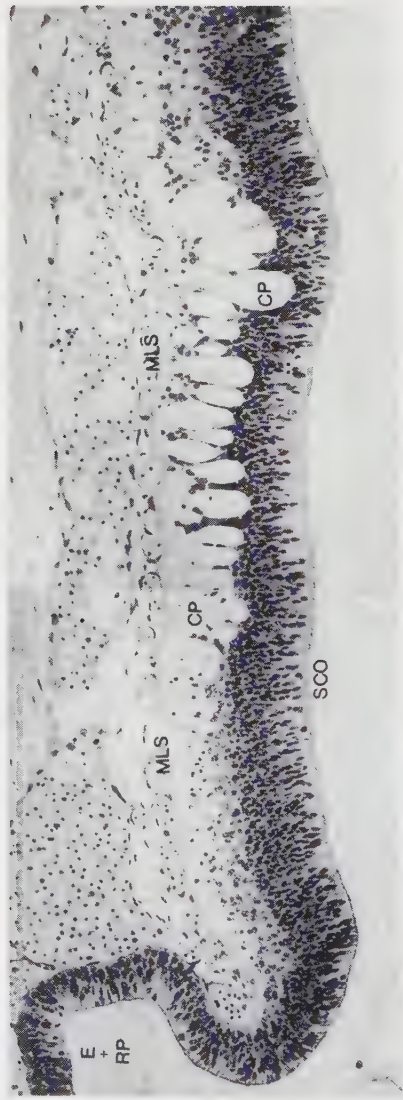
Die zytologisch eindeutige subkommissural-ependymale Grenzsituation - Subkommissuralzelle neben

Ependymzelle - zeigt in ihrem okzipito-rostralen Verlauf folgendes Bild: in der Regio postcommis-suralis bedeckt eine Ependymzelle allein den ganzen kernfreien Apikalbereich einer kurzen Subkommissuralzelle (Abb. 16) - weiter rostral werden die an Länge zunehmenden kernfreien Apikalzonen der randbildenden Subkommissuralzellen nicht mehr nur von einer, sondern von mehreren Ependymzellen überzogen, die dem SCO entlang in Form der beschriebenen Sulci limitantes ausgelegt sind (vgl. Tafel IX, 6 - 1). Die hohen prismatischen Subkommissuralzellen liegen dank dieser Ausformung des Wandependyms - trotz ihrer zytologischen Isolierung - mehr oder weniger i n t r a ependymal.

Aus Subkommissuralzellen zusammengesetzte Epithel-rosetten (STANKA 1962) konnten in unseren Serien nicht beobachtet werden (LENYS, R. 1965).

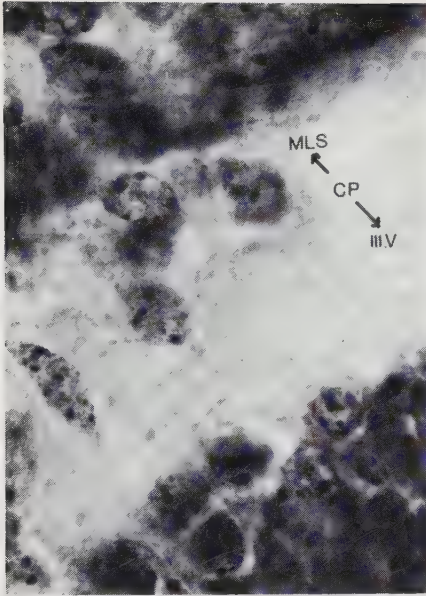
Während das SCO in seiner Epitheldifferenzierung eine gewisse Einförmigkeit aufweist, zeigt seine subepitheliale - hypendymale und intrakommissurale - Strukturgenese ein vielfältiges Bild.

Abb. 17 vermittelt einen Eindruck von der Gefüge-"störung", als die das raumfordernde Eindringen der Nervenfasern in die Spongioblasten- bzw. Ependymozytenwand des Keimlings verstanden werden kann. Den Kommissurenfasern, die den Interzellulärraum sprengen, scheint zellulärer Widerstand entgegengesetzt zu werden. Die subkommissural verdrängten Zellen bilden basale Protoplasmasäume aus, über die sie den Kontakt zur peripheren Membrana limitans superficialis aufrecht halten. Die nicht abgedrängten oder aus dem Ependymozytensaum intrakommissural gewanderten Zellen bleiben über zusätzliche apikale Protoplasma-fäden - bipolare Zellen - mit der subkommissuralen



Mediansc..nitt durch das hintere Diencephalondach eines 16 Tage alten Rattenkeimlings — s. Text.

Vergr. : 160 : 1



Zellage in Verbindung. Aus diesen nicht mehr epithelialen Zellen gehen durch Umgestaltung und Neuorientierung der Zellfortsätze die intramuralen astrozytären Gliazellen hervor, die sich zusammen mit den basalen Ependymfasern zur hypendymalen und intrakommissuralen Struktur des SCO formieren.

Abb. 17 - Anlage der Commissura posterior eines 17 Tage alten Rattenkeimlings. Frontalschnitt. Ausbildung basaler Ependymfasern. S.Text. Vergr.: 1280 : 1.

Die Architektur des ependymal-gliösen Fasersystems wird innerhalb der wachsenden Kommissurenplatte gestaltet - Tafel XII:

Die wenigen Nervenfasern im rostralen Drittel der Kommissurenplatte des 16 Tage alten Keimlings üben auf die zahlreichen, in großer Dichte durch sie hindurch zur Membrana limitans superficialis (MLS) ziehenden Ependymfasern keinen formenden Einfluß aus. Unbehindert können die feinen basalen Ependymfasern, die als Einzelfasern kaum zu erkennen sind, die Kommissurenplatte durchqueren. Die Verlaufsrichtung der Fasern wird bestimmt von

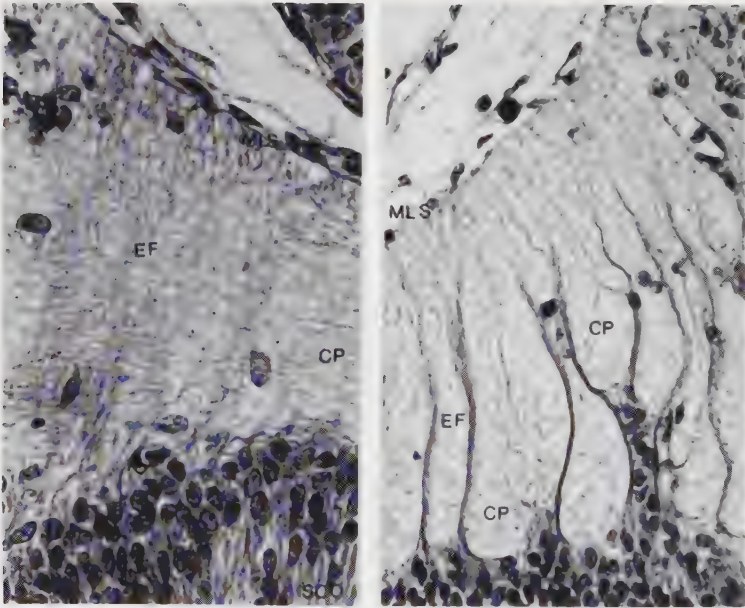


Abb. 18 - Intrakommissurale Ependymfasern. Regio occipitalis der Kommissurenplatte des 20 Tage alten Rattenkeimlings. a = Frontalschnitt (Faserschleier), b = Sagittalschnitt (interfaszikuläre Faserstränge). Verbindung zwischen Subkommissuralzellen und MLS. Vergr.: 400:1.

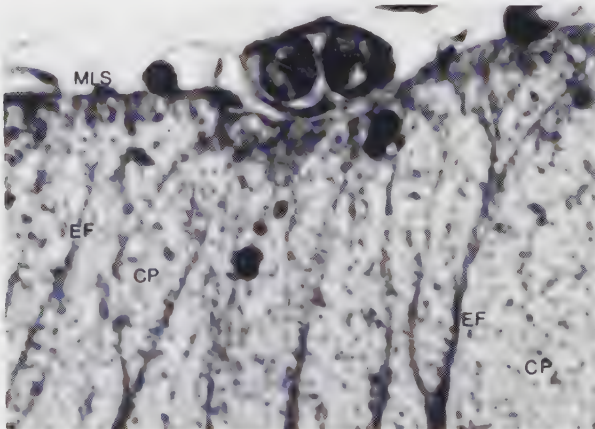


Abb. 19 - Peripherer Bereich der Ependymfasern. Wurzelartiges Fasergeflecht. Bildung der MLS. 17 Tage alter Rattenkeimling. Sagittalschnitt. Vergr.: 1280 : 1.

der Flächenkongruenz bzw. -inkongruenz der Faserursprungs- und -ansatzgebiete. Gleiche Weiten der subkommissuralen Epithelrinne und der die CP bedeckenden MLS bedingen Parallelität, unterschiedliche Weiten dieser sub- und supra-kommissuralen Ursprungs- wie Ansatzflächen Divergenz oder Konvergenz der intrakommissuralen Ependymfasern, die in ihrer dichten Formation Pinsel- oder Bürstenhaaren zu vergleichen sind - s. Tafel VII u. VIII.

Vermehrung der in den peripheren Dachbereich raumfordernd eindringenden Kommissurenfasern führt zu deren wachsenden Einfluß auf die räumliche Anordnung der Ependymfasern. Die sich in der Sagittalebene nach allen Richtungen ausbreitenden Kommissurenbündel drängen die basalen Fasern der Subkommissuralzellen in ihrer sagittalen Folge auseinander und raffen sie interfazsikulär zu Faserwänden zusammen, die auf dem Sagittalschnitt als intrakommissurale ependymale Faserstränge imponieren - okzipitales Drittel der Kommissurenplatte des 16 Tage alten Keimlings, Tafel XII. Pränatal bilden die noch locker gerafften Ependymfasern einen mehr oder weniger planen, frontal gestellten Faserschleier, der auf Sagittal- und Frontalschnitten gut zu erfassen ist - Abb. 18 a u. b.

Die basalen Fasern der Subkommissuralzellen laufen zwischen den Kommissurenfasern hindurch, ohne mit diesen eine lichtmikroskopisch sichtbare strukturelle Beziehung einzugehen. Die Einzelfaser teilt sich peripher in ein feines Astwerk, das sich suprakommissural zum Oberflächenfilm der MLS vereinigt - Abb. 19.

Die während der Ontogenese in der subkommissuralen Epithelrinne beobachtete Zellverarmung führt zu einer Verminderung der intrakommissuralen Ependymfasern, die ihrerseits in auffallender Parallelität zur Flächenreduktion der die CP bedeckenden MLS steht.

In der ausgereiften Kommissurenplatte werden die verbliebenen, relativ wenigen Ependymfasern in enge interfazikuläre Spalten gedrängt, die sich nicht mehr in planem Frontalverlauf durch die CP erstrecken.

Wenn auch der lichtmikroskopische Nachweis einer durchgehenden intrakommissuralen Faserstrecke beim ausgereiften Tier nicht erbracht werden konnte, so bleibt doch der Eindruck, daß während der Reifungsperiode alle oder mindestens die meisten der spezifisch differenzierten Subkommissuralzellen in direktem Kontakt mit der MLS stehen.

In der Regio postcommissuralis weisen die nach rostral gekippten, unmittelbar unterhalb der basalen Faserabgänge gelegenen Kerne der prismatischen Epithelzellen in die Richtung der retrograd in die CP laufenden Ependymfasern, die selbst nur als subepithelialer Gliafilz darzustellen sind - Abb. 20 :

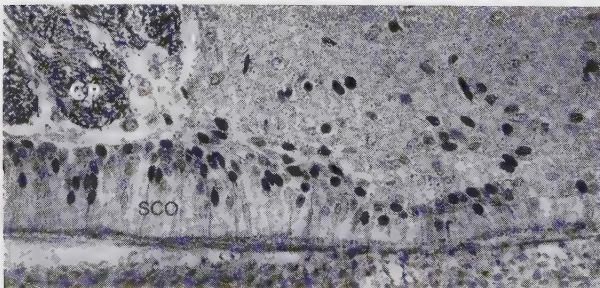


Abb. 20 - SCO der Ratte, Regio postcommissuralis, Medianschnitt, s. Text. Vergr.: 320 : 1.

Auch die Architektur der subepithelialen Gliazellen des SCO steht unter dem gestaltenden Einfluß der wachsenden Kommissurenplatte. Die sich aus dem ventrikulären Epithelverband lösenden Zellen können sich zwischen den wenigen, nur locker nebeneinander liegenden rostralen Nervenfasern des 16 Tage alten Keimlings - Tafel XII - diffus ausbreiten. Eine deutliche Grenzziehung zwischen Regio commissuralis und Regio subcommissuralis ist nicht möglich. Innerhalb dieser diffusen Gliazellinfiltration zeigt die längliche, bipolare Einzelzelle eine eindeutige Raumorientierung : die Zellachse liegt in der Verlaufsrichtung der Nervenfasern - Abb. 21.

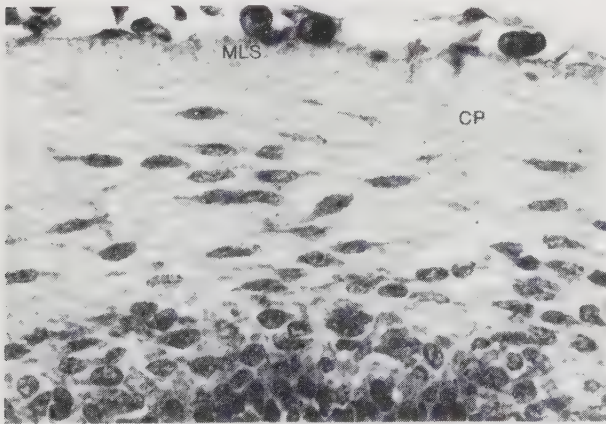


Abb. 21 - CP eines 17 Tage alten Rattenkeimlings. Rostrale Fasern. Frontalschnitt. Parallel zu den Nervenfasern liegende Gliazellen. Gliafaserschleier peripher sichtbar! Vergr.: 520 : 1.

In der dicker werdenden Kommissurenplatte werden die Gliazellen - wie die Gliafasern - in den Interfaszikulärraum verdrängt, in dem sie ihre längliche Gestalt und ihre Raumorientierung verlieren.

Die sich abrundenden astrozytären Gliazellen fügen sich mit ihren Zellfortsätzen in die interfazikulären Faserschleier ein, auf deren Sagittalschnitten sie als intrakommissurale Gliazellstraßen erscheinen - Tafel XII, okzipitales Drittel der Kommissurenplatte.

Die subepitheliale - hypendymale und intrakommissurale Gliastruktur des SCO der ausgereiften Ratte ist ausgesprochen zellarm.

D i s k u s s i o n :

Die weiße Ratte besitzt ein gut ausgebildetes SCO (BAUER-JOKL 1917; KOLMER 1921; REICHOLD 1952; WISLOCKI u. LEDUC 1952, 1954; COSNIER 1959; KIVAIO, TALANTI u. RINNE 1961; PALKOVITS 1961; LIN u. DUNCAN 1961; STANKA 1963; WETZSTEIN, SCHWINK u. STANKA 1963; BUGNON, LENYS, R. u. LENYS, D. 1963; STANKA, SCHWINK u. WETZSTEIN 1964; LAATSCH 1964; LENYS, R. 1965; SCHWINK u. WETZSTEIN 1966).

Die 1910 von DENDY und NICHOLLS eingeführte Bezeichnung *S u b k o m m i s s u r a l o r g a n* erfaßt die Topographie und den strukturellen Aufbau dieser sich auch post- und intrakommissural ausbreitenden ependymalen und subependymalen Gliaformation (OKSCHE 1961) zwar nur unvollständig (KRABBE 1925), sie wird jedoch heute in entsprechend erweiterter Bedeutung allgemein akzeptiert und verwendet.

Die Grenzsituation der CP und des SCO spiegelt sich in deren di- oder mesenzephalen Zuordnung wider. In CRAIGIE's "Neuroanatomy of the Rat" wird das SCO im Kapitel "Mesencephalon" beschrieben. OKSCHE (1961) bezeichnet das SCO als epithalamisches und damit dienzephales Gliaorgan. LENYS (1965) geht von der Annahme aus, daß das SCO als Teil des rostralen Mesenzephalons und des okzipitalen Diencephalons anzusehen ist. Der systematischen Beschreibung der CP - der Trägerin des SCO - muß eine exakte di- oder mesenzephalie Zuordnung der innerhalb der Regio praetectalis gelegenen kommissuralen Ursprungskerne zugrunde liegen, die nicht übereinstimmend beurteilt wird (u. a. BUCHER u. NAUTA 1954; STRÖER 1956;

NIIMI, HARADA, KUSAKA u. KISHI 1962; COGGES-HALL 1964). Da die Topographie des SCO aus der Topogenese der Epithalamusformationen verstanden und innerhalb deren Syntopie beschrieben werden kann, haben wir in nicht systematischer Grenzziehung das SCO und die CP der dienzephalen Epithalamus-region zugerechnet (vgl. BEJDL 1953).

Das SCO liegt in der Ausflußbahn des III. Ventrikels, der bei der Ratte unmittelbar über dem SCO - im Recessus suprahabenularis - seine größte Ausweitung erfährt. Wir haben die von KAPPERS (1960) für den hinteren Bereich des Dorsalsacks der Ratte eingeführte Bezeichnung "Recessus suprahabenularis" auf die weite, von der CH umfaßte (vgl. Tafel X, b) Ventrikelniesche beschränkt, die aufgrund ihrer Genese und ihres strukturellen Aufbaus nicht als Teil des Dorsalsacks anzusehen ist. Der Dorsalsack entsteht aus der beim Keimling vor der CH gelegenen Dachmembran, die von rostral nach okzipital die Zirkumferenz der CH umwächst (Abb. 10), so daß beim erwachsenen Tier erst die hinter der CH auf dem dünnen Epiphysenstiel liegende, in ihrem ganzen Umfang membranöse Ventrikeldachausstülpung den eigentlichen Dorsalsack der Ratte bildet.

Die rostrale Begrenzung des SCO - der proximale Epiphysenstiel - wurde in seiner Anatomie eingehend untersucht. Die breite, gabelförmige Platte, die den vorderen bzw. oberen Anteil des SCO umgreift, wurde als Epiphysenstielbasis beschrieben, von der wir annehmen, daß sie mit dem 1927 bei der Albinoratte von GURDJAN erwähnten, in einer Zeichnung dargestellten "bed nucleus" der CH identisch ist.

BAUER-JOKL (1917) beschreibt "jederseits an den Enden der Organschenkel (des SCO d. Ratte = Anm. d. Verf.) eine sich dorsalwärts erstreckende schmale Bucht", die als Anschnitt des die subkommissurale Epithelrinne seitlich begrenzenden Sulcus limitans anzusehen ist (s. Abb. 13). Nach unseren Befunden gehen die Grenzfurchen des SCO aus den Sulci laterales des Aquaeductus mesencephali hervor, die u. a. von FRIEDE (1961) untersucht wurden.

Das SCO verschmälert sich in okzipitaler Richtung und endet postkommissural als feiner Epithelkeil im Dach der Aquäduktmündung. Intramurale, spezifische Ependymrosetten, die 1963 von STANKA demonstriert werden, können wir - ebenso wie LENYS (1965) an seinem weitaus größeren Untersuchungsmaterial - nicht nachweisen. Paramedianschnitte durch die postkommissural auslaufende dünne Epithelrinne können Bilder zu Rosetten formierter Subkommissuralzellen vortäuschen. Bei der Ratte wird hinter der CP kein Recessus mesocoelicus gefunden, in den hinein sich bei vielen Vertebraten das SCO erstreckt.

Das subkommissurale Epithel wird bei den meisten Tieren als mehrreihig (OKSCHE 1961), speziell bei der Ratte als mehrschichtig (KOLMER 1921; STANKA 1963) beschrieben. Während BAUER-JOKL (1917) und STANKA (1963) keine basalen Fortsätze der subkommissuralen Ependymzellen beobachten können, glauben wir in Übereinstimmung mit LENYS (1965, p. 60: "les prolongements basaux, très fins, ont tendance à s'unir en faisceaux lâches qui convergent au niveau des espaces cunéiformes pour gagner la membrane gliale externe".), daß die in der frühen Reifungsperiode gefundenen Ependymfasern, über die die Subkommissuralzellen mit der MLS in Verbindung stehen,

auch beim ausgewachsenen Tier vorhanden sind. Der direkte Nachweis dieser bei der adulten Ratte von den Subkommissuralzellen durch die CP zur MLS ziehenden Fasern konnte bisher allerdings nicht erbracht werden. STUDNICKA (1900) weist auf die primitiven, embryologische Vorstufen repräsentierenden Ependymverhältnisse im dorsalen Ependymkeil und in der dorsalen Decke des Gehirns hin. Die dort anzutreffenden Zellkomplexe werden von STUDNICKA mit den von HIS (1889, 1890) beschriebenen spongioblastösen Säulenschichten verglichen, die über ihre basalen Zellfortsätze am Bau der MLS beteiligt sind. Die epithelialen Subkommissuralzellen der adulten Ratte entsprechen solchen primitiven Ependymozyten.

Das geläufige Einteilungsschema der Zytoarchitektur epithelialer Zellverbände, das von der Voraussetzung einer licht- bzw. elektronenmikroskopischen Basalmembran ausgeht, läßt sich nicht auf das subkommissurale Epithel der Ratte, dessen direkte Verbindung mit der MLS angenommen wird, übertragen. Sollte sich unsere Annahme bestätigen lassen, dann kann die MLS als suprakommissurale Basalmembran der subkommissuralen Ependymzellen angesehen werden, die ihrerseits alle das Ventrikellumen zu erreichen scheinen. Dieses hochprismatische Epithel, dessen Kerne in mehreren Reihen angeordnet sind (STUDNICKA 1900; KRABEE 1925) kann nicht als mehrschichtig bezeichnet werden (STUDNICKA 1900, p. 332: "daß ... wirklich mehrschichtige Stellen in dem Ependym vorkommen könnten, glauben wir nicht."). Bei LENYS (1965) findet sich die vorsichtige Interpretation eines "épithélium pseudo-stratifié", die u. E. die zytoarchitektonischen Verhältnisse des SCO der Ratte treffend wiedergibt.

Das subkommissurale Epithel der ausgewachsenen "atte ist weniger hoch, schmaler und zellärmer als die entsprechenden Epithelformationen ontogene-tischer Vorstufen. Diese regressiven Veränderungen scheinen in Zusammenhang mit der Flächenre- duktion sowohl der Ventrikelwand als auch der suprakommissuralen MLS zu stehen. Während in der Regel Wachstumsvorgänge mit einer zunehmenden Raumbeanspruchung einhergehen, vollzieht sich das Wachstum der epithelialen bzw. ependymalen Ventrikelauskleidung einschließlich des subkom- missuralen Dachbereichs auf der sich absolut verklei- nernden Ventrikelwand. Zu den histogenetischen Charakteristika des parietalen und subkommis- suralen Ependyms gehören die Zellabgabe in die Peripherie und - ab einer bestimmten Entwicklungs- stufe - die Längenreduktion der Einzelzelle. In diesen Befunden darf keine degenerative Rückbildung gesehen werden, die z. B. beim Menschen beobachtet wird (u. a. DENDY und NICHOLLS 1910; KRABBE 1916, 1925; PUUSEPP u. VOSS 1924; PESONEN 1940; PESONEN u. SETÄLA 1940; LEGAIT 1942; OKSCHE 1956, 1959, 1961; OLSSON 1961; FALKOVITS 1965).

Die Regression des SCO in der späten prä- und frühen postnatalen Entwicklung steht in auffallender Korrespondenz zur Flächenreduktion der die CP bedeckenden MLS. Auf diese Parallelen wurde im Kapitel C verwiesen. Zu diesem Befund paßt sehr gut die Deutung der MLS als Basalmembran der Subkom- missuralzellen. Führt die Flächenabnahme der suprakommissuralen Basalmembran zu einer Regression des zu dieser gehörenden subkommissuralen Epithels? HARTMANN (1957) konnte am subkommissuralen Ependym der Katze während der postnatalen Entwicklung die Beobachtung machen, daß die lang gestreckten ependymalen Gliazellen "dritten Reifegrades" (s. STUDNECKA 1900) bestehen bleiben, solange ihre

basalen Fasern die Kommissurenplatte durchziehen können. Hat die Kommissur einen bestimmten Umfang erreicht, wandern Astrozyten in die CP ein und bilden sich die hochprismatischen Subkommissuralzellen zurück. Unsere entsprechenden Befunde zeigen, daß in den Bereichen, in denen die MLS durch einwachsende di-mesenzephalie Dachformationen von der CP abgehoben wird, die Ependymfasern in ihrem Kontakt zur MLS durch Astrozyten ersetzt werden, wobei es gleichzeitig zu einem Rückgang der subkommissuralen Säulenzellen kommt.

Bereits 1917 beschreibt BAUER-JOKL "ein zellreiches subependymales Gewebe, das im wesentlichen Gliacharakter hat und bald dem Gebilde (SCO = Anm. d. Verf.) dorsal wie eine Wolke aufsitzt, bald es auch nur als schmaler Saum begleitet". Das subependymale Gliagewebe der Ratte findet die Autorin in der zuletzt genannten Formation vor. Die Bezeichnung *Hypendym* für das subependymale Gliagewebe des SCO wird 1925 von KRABBE eingeführt: "Mais de plus, il faut remarquer que chez la plupart des mammifères, il se trouve, entre l'épendyme sous-commissural et la substance blanche de la commissure postérieure, une couche de tissu qui est plutôt d'origine névroglieue. Il sera pratique de considérer cette couche de tissu comme une partie de l'organe sous-commissural et nous proposons de la dénommer l'hypendyme de l'organe sous-commissural".

Es ist von historischem Interesse, daß KRABBE - indem er das subkommissurale Ependym und Hypendym als anatomische Einheit zusammenfaßt - eine bis etwa zur Jahrhundertwende allgemein verbreitete Meinung wieder herstellt, in der ursprünglich unter Ependym "die innerste, die Wände der Ge-

hirnventrikel innen auskleidende Schichte einer grauen, gelatinösen Substanz verstanden" wurde (STUDNICKA 1900). Die Trennung zwischen "Ependyma" und "Ependymzellen" geht auf GOLGI, Ramón y CAJAL, LENHOSSEK und RETZIUS zurück - sie konnte sich jedoch nur allmählich durchsetzen.

Das Hypendym ist bei der Albinoratte - im Vergleich zu anderen Wirbeltieren - in nur geringem Ausmaß zu finden ("discrètement représenté" = LENYS 1965).

STANKA (1963) beschreibt das SCO der Ratte, das "meist nur in den Rinnen zwischen den Bündeln der hinteren Kommissur von einem Hypendym unterlagert wird". Nach unseren Beobachtungen gehören die genannten intrakommissuralen Rinnen bzw. die interfazikulären Spalten, die sich bis an die MLS fortsetzen, ebenso zum Hypendymraum wie die von KRABBE ursprünglich angegebene subependymale/subkommissurale Zone. Die relativ fibrillenreiche und zellarme hypendymale Gliastruktur der Ratte breitet sich in einem horizontal und frontal gegliederten Raumsystem aus.

Die deskriptive embryologische Arbeit wird von der Versuchung begleitet, in die gewonnenen Befunde formal-genetische Kausalbeziehungen hineinzusehen. Verdanken die Ependymzellen ihre Form nur der Akkomodation an lokale Verhältnisse (STUDNICKA 1900)? Hängt die Gestalt des SCO von der Dicke und der allgemeinen Differenzierung der Ventrikelwand ab (OKSCHE 1961)?

Aufgrund unserer Untersuchungen nur an der Ratte glauben wir, daß z.B. die Architektur der fibrillären Gliastruktur von den der Umgebung innewohnenden geometrischen und physikalischen Gesetzmäßigkeiten mit gestaltet wird. Damit haben wir jedoch den Aussagebereich betreten, den die beschreibende Anatomie der experimentellen Biologie überlassen sollte.

Z u s a m m e n f a s s u n g :

Lage und Form des innerhalb der topogenetischen Einheit des Epithalamus (CP, Trägerin des SCO - Epiphyse - Nuclei et Commissura habenularum - Striae medullares thalami - Dachformationen des III. Ventrikels) gelegenen SCO der weißen Ratte werden aus ihrer Entwicklung heraus dargestellt. Nach einer Übersichts demonstration charakteristischer Gestaltungsvorgänge im Epithalamus an Hand von Modellschemata (A) werden Topo- und Morphogenese des SCO und der ihm zugeordneten Formationen vom 16. Tag der intrauterinen Entwicklung bis zur einsetzenden Geschlechtsreife verfolgt (B + C). Die primär hintereinander im Verlaufsniveau des vorderen Schenkels der Scheitelbeuge angelegten Epithalamusformationen unterliegen durch unterschiedliche Rückwärtsverlagerung einer weitgehenden Umgruppierung. Das Ergebnis dieser Wachstumsvorgänge - die Syntopie der ausgereiften Epithalamusgebilde - wird an graphischen und plastischen Modellrekonstruktionen demonstriert (D). Als ventrikuläre Oberfläche der CP erstreckt sich das SCO beim adulten Tier von der gabelförmigen Epiphysenstielbasis - eingefasst zu beiden Seiten von den Nuclei habenularum mediales und der Substantia grisea centralis - postkommissural in den Aquaeductus mesencephali. Das SCO stellt eine zum Ventrikel hin geöffnete, in ihrer Längsausdehnung konvexe Rinne dar, deren breite, nach rostral gerichtete Lichtung in einen sich verjüngenden, nach basal offenen Spalt ausläuft. Die durch das SCO verbundenen di- und mesenzephalen Ventrikelanteile - Recessus suprahabenularis und Aquäduktmündung - werden in ihrer Raumgestaltung beschrieben. Den Schluß der

Arbeit bildet eine Auswahl struktorgenetischer Befunde (E), in denen die spezifische ependymale und hypendymale Gliaformation der CP in ihrer Ähnlichkeit zu primitiven Hirnwandstrukturen gezeigt wird. Auf mögliche formal-genetische Kausalbeziehungen zwischen Lage-, Form- und Strukturentwicklung des SCO wird verwiesen.

B i b l i o g r a p h i e :

- ADAM, H.: Der III. Ventrikel und die mikroskopische Struktur seiner Wände bei *Lampetra* (*Petromyzon*) *fluviatilis* L. und *Myxine glutinosa* L., nebst einigen Bemerkungen über das Infundibularorgan von *Branchiostoma* (*Amphioxus*) *lanceolatum* Pall.- Progr. in Neurobiol., Elsevier, Amsterdam, 1, 146 - 158 (1956).
- Beitrag zur Kenntnis der Hirnventrikel und des Ependyms bei den Cyclostomen.- Anat. Anz., Erg.- Heft zu 103, 173 - 188 (1957).
- Zur Morphologie der ventrikelnahen Hirnwandgebiete bei Cyclostomen und Amphibien. - Verh. dtsh. zool. Ges. Frankfurt a. M., 1958. Zool. Anz. Suppl., 22, 251 - 264 (1959).
- Brain Ventricles, Ependyma, and Related Structures.- The Biology of *Myxine*, Universitetsforlaget Oslo (1963).
- AFIFI, A. K.: The Subcommissural Organ of the Camel.- J. Comp. Neurol., 123, 139 - 146 (1964).
- AFZELIUS, B. A. and OLSSON, R.: The fine structure of the subcommissural organ cells and Reissner's fibre in *Myxine*.- Z. Zellforsch., 46, 672 - 685 (1957).
- AGDUHR, E.: Über ein zentrales Sinnesorgan (?) bei den Vertebraten.- Z. Anat. Entwickl.- Gesch., 66, 223 - 360 (1922).
- Einige wahrscheinlich bisher unbekannte, teils im Ependym gelegene, teils in die Fossa rhomboidea hineinragende Nervenendigungen.- Acta zoologica Stockholm (1922).
- ALTNER, H.: Untersuchungen über die Sekretion des Subcommissuralorgans bei Haien.- Verh. dtsh. zool. Ges. München, 1963, 441 - 452.
- Vergleichende Untersuchungen über Cytologie und Vascularisation des Saccus vasculosus der Chondrichthyes.- Z. Zellforsch., 64, 570 - 592 (1964).
- Sekretionsvorgänge im Wirbeltiergehirn.- Naturwiss., 52 (1965).
- ANDERSON, E.: Cytology of the subcommissural organ.- Anat. Rec., 139, 327 (1961).
- ARVY, L., FONTAINE, M., GABE, M.: Modifications histologiques de l'organe sous-commissural au cours du cycle évolutif de *Salmo Salar* L.- Arch. Anat. Micr. Morph. Exp., 44, 313 - 322 (1955).

- BARBEY - GAMPERT, M.: L'innervation de l'organe sous-commissural chez le rat.- Schweiz. Med. Wochenschr., 79, 528 (1949).
- BARGMANN, W.: Die Epiphysis cerebri.- Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen, VI/4, 323 - 334, Berlin: Springer 1943.
- Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse.- Z. Zellforsch., 34, 610 - 634 (1949).
- Das Zwischenhirn-Hypophysensystem.- Berlin - Göttingen - Heidelberg: Springer 1954.
- Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, 3. Auflg., Stuttgart: G. Thieme 1959.
- BARGMANN, W. und SCHIEBLER, Th.H.: Histologische und cytochemische Untersuchungen am Subcommissuralorgan von Säugern.- Z. Zellforsch., 37, 583 - 596 (1952).
- BAUER - JOKL, M.: Über das sogenannte Subcommissuralorgan.- Arb. Neurol. Inst. Wien, 22, 41 - 79 (1917).
- BECCARI, N.: Neurologia comparata dei Vertebrati, compreso l'uomo.- Sansoni ed. Scientifiche, Firenze 1943.
- BEJDL, W.: Zur Entwicklung der Commissura caudalis.- Acta anat., 18, 377 - 384 (1953).
- BENITO - ARRANZ, S.: El órgano subcomisural y la regulación de la secreción de aldosterone.- Medicamenta, 37, 275 (1962 a).
- Las bases morfológicas de la regulación del metabolismo hidrosalino.- Farmaes, 53, 509 (1962 b).
- El órgano subcomisural. Anatomía comparada, histoquímica y significación funcional.- Arch. esp. Morf., 18, 120 - 122 (1963).
- BERBLINGER, W.: Zur Frage der Zirbelfunktion.- Virchows Archiv, 237, 144 - 153 (1922).
- Die glandula pinealis. - Hdb. d. spez. pathol. Anat. u. Histol., 8, Berlin: Springer 1926.
- BERGQUIST, H.: Über das Zwischenhirn bei niederen Wirbeltieren.- Acta Zool. (Stockholm), 13, 57 - 304 (1932).
- The morphogenesis of diencephalic nuclei in Homo. With remarks on the mammalian diencephalon and on mesencephalic relations.- Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund Handl., N. F., 64:nr. 20 (1954).
- and KÄLLEN, B.: Notes on the early histogenesis and morphogenesis of the central nervous system in vertebrates.- J. Comp. Neurol., 100, 627 - 659 (1954).

- BIANCHI, V.: Anatomische Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Kerne des Thalamus opticus des Kaninchens.- Mschr. Psychiatr., 25, Erg., 425 - 471 (1909).
- BOEKE, J.: Über das Homologon des Infundibularorganes bei *Amphioxus lanceolatus*.- Anat. Anz., 15, 411 - 415 (1902).
- Das Infundibularorgan im Gehirn des *Amphioxus*.- Ibid., 32, 473 - 488 (1908).
- Neue Beobachtungen über das Infundibularorgan im Gehirn des *Amphioxus* und das homologe Organ des Craniotengehirns.- Ibid., 44, 460 - 477 (1913).
- BOSQUE, G., ARRANZ, B. et ARNAIZ, S.: L'organe sous-commissural chez *Cavia cabaya* adulte.- Acta anat. (Basel), 33, 65 - 75 (1958).
- BOSQUE, G., ARRANZ, B. and MONSALVE, R.: The sub-commissural organ in the grown-up man.- Acta anat. (Basel), 46, 98 - 103 (1961).
- BRAAK, H.: Das Ependym der Hirnventrikel von *Chimaera monstrosa* (Mit besonderer Berücksichtigung des Organon vasculosum praeopticum).- Z. Zellforsch., 60, 582 - 608 (1963).
- BRIGHTMAN, M. W. and PALAY, S. L.: The fine structure of ependyma in the brain of the rat.- J. Cell. Biol., 19, 415 - 439 (1963).
- BROWN, D. D. and AFIFI, A. K.: Histological and ablation studies on the relation of the subcommissural organ to sodium and water metabolism in the rat.- Anat. Rec., 148, 264 (1964).
- BUCHER, V. M. and NAUTA, W. J. H.: A note on the pretectal cell groups in the rat's brain.- J. comp. Neurol., 100, 287 - 296 (1954).
- BUGNON, C., LENYS, R. et LENYS, D.: Quelques aspects particuliers de l'organe sous-commissural du Rat blanc et quelques observations sur l'organe sous-commissural du Lapin, du Porc et du Cheval.- Ann. Sci. Univ. Besançon, 2e Série Méd., 7, 61 - 80 (1963).
- CAJAL, S. RAMON Y.: Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris: Maloine, 1909 - 1911 (Reprinted by C.S.I.S., Madrid, 1952).
- CAMPOS - ORTEGA, J. A.: Diferenciación polar en la actividad secretora del órgano subcomisural de la anguila europea.- Anales de Anat. XIII, 459 - 470 (1964).
- Aportaciones al estudio histológico del órgano subcomisural del "lebiestes reticulatus" (Peters).- Arch. Esp. Morf. XVIII, 209 - 227, (1964).

- CAMPOS - ORTEGA, J. A.: Aportaciones a la organización de las cubiertas ventriculares del encéfalo de los reptiles, referidas a los llamados "órganos circunventriculares".- *Anales de Anat.* XIV, 171 - 216 (1965).
- CANEPA, G.: L'organo subcommessurale in *Sciurus vulgaris*. *Quaderni di Anat. prat.*, Série III (1948).
- Contributi alla conoscenza delle relazioni tra organo subcommessurale ed epifisi in alcuni mammiferi.- *Arq. Anat. Antropol.*, (Lisboa) 26, 513 - 528 (1949).
- CAPURRO, S.: Osservazioni sull'acquedotto di Silvio e sull'organo subcommessurale nell'uomo e in alcuni mammiferi.- *Riv. Sperimentale di Freniatria*, 66, 101 - 128 (1942).
- CHARLTON, H. H.: A glandlike ependymal structure in the brain.- *Verh. Akad. Wetensch. Afd. Nat.* (Amsterd.), 31 (1928).
- CHIARUGI, G.: L'organo subcommissurale della Cavia durante lo sviluppo e nell'adulto.- *Mon. zool. Ital.*, 29, 163 - 177 (1918).
- Di un organo preepifisario nella Cavia.- *Mon. zool. Ital.*, 30, 34 (1919).
- L'organo subcommissurale in un embrione di *Marsupiale petrogale* (*Macropus*) penicillata.- *Mon. zool. Ital.*, 42 (suppl.), 66 - 70 (1932).
- CLARA, M.: *Das Nervensystem des Menschen*. 3. Auflg. Leipzig: Johann Ambrosius Barth 1959.
- CLARC, R. G. and TELFORD, I. R.: Myelinization of the central nervous system of the new zealand albino rat.- *Anat. Rec.*, 151, 336 (1965).
- COGGESHALL, R. E.: A study of diencephalic development in the albino rat.- *J. comp. Neurol.*, 122, 241 - 269 (1964).
- COOPER, E. R. A.: The development of the thalamus.- *Acta anat.*, 2, 201 - 226 (1950).
- COSNIER, J.: Etude sur les rapports entre la fibre de REISSNER et l'organe sous-commissural chez le Rat blanc.- *C. R. Assoc. Anat.*, 105, 190-196 (1960).
- CRAIGIE'S Neuroanatomy of the Rat.
New York and London: Academic Press 1963.
- CUTORE, G.: Di una particolare formazione prepineale nel *Bos Taurus*.- *Arch. Ital. Anat. Embr.*, 8, 230 (1909).

- DEJERINE: Anatomie des centres nerveux.- Paris 1895.
- DEKABAN, A.: Human thalamus II. Development of the human thalamic nuclei.- J. comp. Neurol., 100, 63 - 98 (1954).
- DELLMANN, H. D.: Age variations in the structure of the subcommissural organ of the dog.- Anat. Rec., 151, 449 (1965).
- DE LONG, M. and BALOGH, K.: Glucose-6-phosphat dehydrogenase activity in the subcommissural organ of rats. A histochemical study.- Endocrinology, 76, 996 - 998 (1965).
- DENDY, A.: On a Pair of Ciliated Grooves in the Brain of the Ammocoete, apparently serving to promote the Circulation of the Fluid in the Brain-cavity.- R. Soc. Proc., 69 (1902).
- On the Parietal Sense-organs and Associated Structures in the New Zealand Lamprey (*Geotria australis*).- Quart. J. micr. Sci., 51, 1 (1907).
- The function of Reissner's fibre and the ependymal groove.- Nature, 82, 217 (1909).
- On the structure, development, and morphological interpretation of the pineal organs and adjacent parts of the brain in the Tuatara (*Sphenodon punctatum*).- Anat. Anz., 37 (1910).
- Reissner's fibre and the subcommissural organ in the vertebrate brain.- Proc. Brit. Assoc. Adv. Sc. (1912).
- DENDY, A. and NICHOLLS, G. E.: On the Occurrence of a Mesocoelic Recess in the Human Brain, and its Relation to the Subcommissural Organ of Lower Vertebrates; with special reference to the Distribution of Reissner's Fibre in the Vertebrate Series and its possible Function.- Anat. Anz., 37, 496 - 508 (1910).
- DUVERNOY, H. J. und KORITKE, G.: Zur Gefäßversorgung des Subkommissuralorgans.- Anat. Anz., 11, Erg.-H. (1964).
- EBERL - ROTHE, G.: Eine neue Methode zur Untersuchung des Reissnerschen Fadens.- Biologia generalis, 19, (1950).
- Zum Feinbau des Reissnerschen Fadens.- Anat. Anz., 97 (suppl.), 191 (1950).
- Über den Reissnerschen "aden der Wirbeltiere.- Z. mikr.-anat. Forsch., 57, 137 - 180 (1954).
- EDINGER, L.: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 2 - Das Zwischenhirn. Abhdlg. Senck. Naturforsch. Ges., Frankfurt/M., 18, 3 - 45 (1892).

- ENAMI, M.: Studies in neurosecretion. I. Preoptico-subcommissural neurosecretory system in the eel (*Anguilla japonica*).- *Endocr. jap.*, 1, 133 - 145 (1954).
- FÄHRMANN, W.: Durchschneidung des Reissnerschen Fadens im Rückenmark von *Salmo irideus*.- *Naturwiss.*, 49, 113 - 114 (1962).
- Der Reissnersche Faden nach Durchschneidung des Rückenmarkes bei *Salmo irideus* (Gibbons).- *Z. Zellforsch.*, 58, 820 - 836 (1963).
- Experimentelle Untersuchungen am Reissnerschen Faden bei *Triturus alpestris* Laur.- *Z. mikr.-anat. Forsch.*, 71, 339 - 346 (1964).
- Sekretorische Aktivität des Flexural-Subcommissuralorgans bei frühen Entwicklungsstufen von *Triturus alpestris* Laur.- *Experientia*, XXI, Fasc. 8, 475 (1965).
- FARREL, G.: Regulation of aldosterone secretion.- *Physiol. Rev.*, 38, 709 - 728 (1958).
- Steroidogenic properties of extracts of beef diencephalon.- *Endocrinology* 65, 29 - 33 (1959).
- Glomerulotropic activity of an acetone extract of pineal tissue.- *Endocrinology* 65, 239 - 241 (1959).
- Adrenoglomerulotropin.- *Circulation* 21, 1009 - 1015 (1960).
- FLEISCHHAUER, K.: Zwei Methoden zur Darstellung der Faser glia in Paraffinschnitten vom Gehirn der Katze.- *Zbl. allg. Path. path. Anat.*, 102, 99 (1961).
- FÖLDVARI, I. P. und PALKOVITS, M.: Effect of sodium and potassium restriction on the functional-morphology of the subcommissural organ.- *Nature* 202, 905-906 (1964).
- FÖLDVARI, I. P., PALKOVITS, M., SAJGÓ-VUKAN, K.: Die Wirkung des Organon subcommissurale auf die Diurese und den Ascorbinsäuregehalt der Nebennierenrinde von Ratten.- *Acta physiol. Acad. Sci. hung.*, 18 (suppl.), 107 (1960).
- FORTUYN, A. B. D.: Die Ontogenie der Kerne des Zwischenhirns beim Kaninchen.- *Arch. Anat. Entw.-gesch.* 1912, 303 - 352.
- FRIDBERG, G. and OLSSON, R.: The preoptico-hypophyseal system, nucleus tuberis lateralis and the subcommissural organ of *Gasterosteus aculeatus* after changes in osmotic stimuli.- *Z. Zellforsch.*, 49, 531 - 540 (1959).

- FRIEDE, R. L.: Über Furchenfelder in den Wandungen der Hirnventrikel.- Acta neuroveg. (Wien), 2, 84 - 97 (1951).
- Surface Structures of the Aqueduct and the Ventricular Walls: a Morphologic, Comparative and Histochemical Study.- J. comp. Neurol., 116, 229 - 247 (1961).
- FULLIQUET, G.: Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens.- Thèse de Genève, 1886.
- GABE, M.: Sur quelques applications de la coloration par la fuchisine-paraldéhyde.- Bull. Micr. appl., 3, 153 - 162 (1953).
- GARDNER, J. H.: Development of the pineal body in the hooded rat.- Anat. Rec., 103, 538 (1949).
- GAUPP, E.: in ECKER-WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches. Braunschweig: F. Vieweg 1897.
- GHIANI, P. and UVA, B.: On the comparative physiomorphology of the subcommissural organ.- VIII. Intern. Anat. Kongr., Wiesbaden 1965. Stuttgart: G. Thieme 1965.
- GILBERT, G. J.: The subcommissural organ.- Anat. Rec., 126, 253 - 265 (1956).
- The subcommissural organ: a regulator of thirst.- Amer. J. Physiol., 191, 243 - 247 (1957).
- Subcommissural organ secretion in the dehydrated rat.- Anat. Rec., 132, 563 - 566 (1958).
- The subcommissural organ.- Neurology, 10, 138 - 142 (1960).
- GILBERT, G. J. and GLASER, G. H.: On the nervous system integration of water and salt metabolism.- Arch. Neurol. (Chicago), 5, 179 - 196 (1961).
- GILBERT, M. S.: The early development of the human diencephalon.- J. comp. Neurol., 62, 81 - 115 (1935).
- GILLILAN, L. A.: The nuclear pattern of the non-tectal portions of the midbrain and isthmus in rodents.- J. comp. Neurol., 78, 213 - 252 (1943).
- GOLGI: Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheren Nervensystems.- Jena: G. Fischer 1894.
- GOMORI, G.: Observations with differential stains on human islets of Langerhans.- Am. J. Path., 17, 395 - 406 (1941).
- GREENE, E. CH.: Anatomy of the rat.- Trans. Amer. Phil. Soc. No. 27 - Philadelphia 1935.

- GURDJIAN, E. S.: Olfactory connections of the albino rat with special reference to stria medullaris and anterior commissure.- J. comp. Neurol., 38, 127 - 163 (1925).
- The diencephalon of the albino rat.- J. comp. Neurol., 43, 1 - 114 (1927).
- HAGEMANN, E.: Ratte und Maus. Berlin (1960):W. de Gruyter & Co.
- HALLER, Graf: Die Gliederung des Zwischen- und Mittelhirns der Wirbeltiere.- Morph.Jb., 63, 359 - 407 , Maurer - Festschrift II (1929).
- HARTMANN, F.: Über ependymale Gliazellen in der Commissura caudalis und habenularis der Katze.- Z. Zellforsch., 46, 412 - 415 (1957).
- HELD, H.: Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren.- Leipzig: 1909.
- HENNEBERG, B.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (*Rattus norvegicus* ERXLEBEN) in: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, begründet von KEIBEL, F. 15. Erg.-H. Jena: Fischer 1937.
- HERRICK, C. J.: The internal structure of the midbrain and thalamus of necturus.- J. comp. Neurol., 28, 215 - 348 (1917).
- Morphogenesis of the brain.- J. Morph., 54, 233 - 258 (1933).
- HIS: Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark.- Arch. f. Anat. u. Phys.; Anat.Abt. 1889.
- Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. f. Anat. u. Phys.; Anat. Abt. 1890.
- HOCHSTETTER, F.: Über die Entwicklung der Zirbeldrüse des Menschen.- Anat. Anz. 54, Erg.-Bd. 193 - 198 (1921).
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. Wien: Deuticke 1929.
- HOFER, H.: Zur Morphologie der circumventrikulären Organe des Zwischenhirns der Säugetiere.- Verh. d. Dtsch. zool. Ges. Frankfurt/M. 1958.
- Neuere Ergebnisse zur Kenntnis des Subkommissuralorgans, des Reissnerschen Fadens und der Massa caudalis.- Verh. d. Dtsch. Zool.Ges. Frankfurt/M. 1959.
- Circumventrikuläre Organe des Zwischenhirns.- Primatologia II, 2, Lieferung 13, 1 - 104 (1965).
- HORSLEY, V.: Note on the Existence of REISSNER's Fibre in Higher Vertebrates. - Brain, Vol. 31, 147 - 159 (1908).

- HORSTMANN, E.: Die Faser-glia des Selachiergehirns.-
Z. Zellforsch., 39, 588 - 617 (1954).
- INKE, G. und PALKOVITS, M.: Die embryonale
Entwicklung des Subcommissuralkomplexes
(Subcommissuralorgan und seine Komponenten)
beim Menschen.- Anat. Anz. 113, 240 - 254 (1963).
- ISHIKAWA, E.: Vergleichende Untersuchungen der Zirbel-
drüse bei männlichen und weiblichen Tieren.-
Arb. neurol. Inst. Wien 29, 337 - 347 (1927).
- ISOMÄKI, A. M., KIVALO, E. and TALANTI, S.: Electron-
microscopic structure of the subcommissural organ
in the calf (*Bos taurus*), with special reference
to secretory phenomena.- Ann. Acad. Sci. Fenn.
A 5 111, 1 (1965).
- JORDAN, H.: The structure and staining reaction of the
Reissner's fiber apparatus, particularly the
subcommissural organ.- Am. J. Anat., 34, 427 - 444
(1925).
- Concerning Reissner's fiber in teleosts.- J. comp.
Neurol., 30, 217 (1919).
- KAHLE, W.: Zur Entwicklung des menschlichen Zwischen-
hirns. Dtsch. Z. Nervenhk., 175, 259 - 318 (1956).
- KANEKO, K.: Über die Entwicklung der Thalamuskern der
Maus.- Fol. anat. jap., 19, 557 - 596 (1940).
- KAPPERS, J. A.: The development, topographical relations
and innervations of the epiphysis cerebri in the
albino rat.- Z. Zellforsch., 52, 163 - 215 (1960).
- KEEN, L. and HEWER, E. E.: The subcommissural organ and
the mesocoelic recess in the human brain, together
with a note on Reissner's fibre.- J. Anat., 69,
501 - 517 (1935).
- KINGSBURY, B. F.: The Encephalic Evaginations in
Ganoids.- J. comp. Neurol., 2, 37 - 44 (1897).
- The fundamental plan of the vertebrate brain.-
J. comp. Neurol., 34, 461 - 491 (1922).
- KIVALO, E., TALANTI, S. and RINNE, U. K.: On the
secretory phenomena in the subcommissural organ
of the rat. Experimental studies with special
reference to the possible relationship of the
subcommissural organ to the hypothalamo-
hypophyseal system.- Anat. Rec., 139, 357 - 361
(1961).
- KLIKA, E. and JELINEK, R.: The Question of the Internal
Limiting Membrane of Developing CNS, Its Structure
and Meaning.- Z. mikr.-anat. Forsch., 70, H. 3,
282 - 297 (1963).

- KOLMER, W.: Ein rätselhafter Organkomplex der Wirbeltiere.- Zbl. Physiol., 33, 1 - 8 (1918).
- Das "Sagittalorgan" der Wirbeltiere.- Z.Anat. u. Entw.-Gesch., 60, 652 - 717 (1921).
- Über das Sagittalorgan, ein zentrales Sinnesorgan der Wirbeltiere, insbesondere beim Affen.- Z. Zellforsch., 13, 236 (1931).
- KRABBE, K.: Histologische und embryologische Untersuchungen bei der Zirbeldrüse des Menschen.- Anat. Hefte 54, 191 (1916).
- L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. - Kungl. Dansk. Vidensk. Selsk. biol. med., 5, 1 - 83 (1925).
- KRIEG, W. J. S.: The medial region of the thalamus of the albino rat.- J. comp.Neurol., 80, 381 - 415 (1944).
- KUHLENBECK, H.: Bemerkungen über den Zwischenhirnbauplan bei Säugetieren, insbesondere beim Menschen. - Anat. Anz., 70, 122 - 142 (1930).
- The human diencephalon. Basel: S. Karger 1954.
- KUHLENBECK, H. and MILLER, R. N.: The pretectal region of the rabbit's brain.- J. comp. Neurol., 76, 323 - 365 (1942).
- LAATSCH, R. H.: Electron microscopy of the rat subcommissural organ.- Anat. Rec., 148/2, 303 - 304 (1964).
- LANDAU, E.: L'organe sous-commissural.- Acta Anat. (Basel), 41, 156 - 160 (1960).
- LEDUC, E. H. and WISLOCKI, G. B.: The histochemical localization of acid and alkaline phosphatases, non specific esterases and succinic dehydrogenases in the structures comprising the hematoencephalic barrier of the rat.- J. comp. Neurol., 97, 241 - 279 (1952).
- LEGAIT, E.: Les organes épendymaires du troisième ventricule. L'organe sous-commissural. L'organe sub-fornical. L'organe para-ventriculaire.- Thèse Med. Nancy, Ed. G. Thomas 1942.
- L'organe sous-commissural chez la Grenouille normale et hypophysoprive.- C. R. Soc. Biol. (Paris), 140, 543 - 545 (1946).
- Le rôle de l'épendyme dans les phénomènes endocrines du diencéphale.- Bull. Soc. Sci. Nancy, 1, 1 - 12 (1949).
- LEGAIT, H. et LEGAIT, E.: A propos de la structure et de l'innervation des organes épendymaires du 3^e ventricule chez les Batraciens et les Reptiles.- C. R. Soc. Biol., 150, 1982 (1956).

LEHMANN, F. E.: Die Sonderstellung des Zwischenhirns in der vergleichenden und experimentellen Embryologie.- Schwz. Med. Wochenschr., 71, 379/380 (1941).

LENHOSSEK: Der feinere Bau der nervösen Centralorgane.- Berlin: Fischer 1893.

LENYS, R.: Contribution à l'étude de la structure et du rôle de l'organe sous-commissural.
Thèse Univ. Nancy, 1965, Faculté de Medicine.

LIERSE, W.: Über die Beeinflussung der Hirnarchitektur durch die Morphogenese.- Acta anat. (Basel), 53 (1963).

LIN, H.S. and DUNCAN, D.: An electron microscope study of the subcommissural organ in rat and guinea pig.- Anat. Rec., 139, 313 (1961).

MARBURG, O.: Normale und pathologische Histologie der Zirbeldrüse.- Arb. neurol. Inst. Wien, 17, 227 - 228 (1908).

--- Neue Studien über die Zirbeldrüse.- Arb. neurol. Inst. Wien, 23, 1 - 35 (1920),

MAUTNER, W.: Studien an der Epiphysis cerebri und am Subcommissuralorgan der Frösche.- Z. Zellforsch., 62, 234 - 270 (1965).

MAZZI, V.: Caratteri secretori nelle cellule dell'organo sottocommissurale dei Vertebrati inferiori.- Arch. zool. Ital., 37, 445 (1952).

--- Alcune osservazioni intorno al sistema neuro-secretorio ipotalamo-ipofisario e all'organo sottocommissurale nell'ontogenesi di Rana agilis. Monit. zool. Ital., 62, 78 - 82 (1954).

--- L'organo sottocommissurale. Scientia (Milano), 95, 287 - 291 (1960).

MIURA, R.: Über die Differenzierung der Grundbestandteile im Zwischenhirn des Kaninchens.- Anat. Anz., 77, 1 - 65 (1933).

MONAKOW: Gehirnpathologie. Wien: 1905.

MURAKAMI, M., BAN, F. u. AIURA, S.: Über die histologische Studie des Subcommissuralorgans des Gecko japonicus. Kurume med. J. 4, 8 - 17 (1957).

MURAKAMI, M.: Über die Feinstruktur des Subkommissuralorgans von Gecko japonicus.- Arch. histol. jap., 17, 411 - 427 (1959).

--- und KUSABA, K. und YAMAKAWA, K.: Feinstruktur des Subkommissuralorgans des histamininjizierten Gecko japonicus.- Arch. histol. jap., 22, 465 - 475 (1962).

--- and TANIZAKI, T.: An electron microscopic study on the toad subcommissural organ.- Arch. histol. jap., 23, 337 - 358 (1963).

NICHOLLS, G. E.: Reissner's Fibre in the Frog.-
Nature, 77, 344 (1908).

- The Function of Reissner's and the Ependymal Groove.- Nature, 82, 217 - 218 (1909).
- An experimental investigation on the function of Reissner's fibre.- Anat. Anz., 40, 409 - 432 (1912).
- The structure and development of Reissner's fibre and the subcommissural organ.- Quart. J. micr. Sci., 58, 1 - 116 (1912).
- Some experiments on the nature and function of Reissner's fibre. J. comp. Neurol., 27, 117/118 (1917).

NIIMI, K., HARADA, I., KUSAKU, Y. and KISHI, S.:
The ontogenetic development of the diencephalon of the mouse.- Tokushima Journal of Experimental Medicine, 8, 203 - 238. (1962).

OKADA, M., NAKAI, A. and KUSHIMA, S.: On the secretory pathway of the subcommissural organ.- Arch. hist. Jap., 9, 199 - 204 (1955).

OKSCHE, A.: Über die Art und Bedeutung sekretorischer Zelltätigkeit in der Zirbel und im Subkommissuralorgan.- Verh. anat. Ges.(Jena), 52, 88 - 96 (1954).

- Untersuchungen über die Nervenzellen und Nervenverbindungen des Stirnorgans, der Epiphyse und des Subkommissuralorgans bei anuren Amphibien.- Morph. Jb., 95, 393 - 425 (1955).
- Funktionelle histologische Untersuchungen über die Organe des Zwischenhirndaches des Chordaten. Anat. Anz., 102, 404 - 419 (1956).
- Die Bedeutung des Ependyms für den Stoffaustausch zwischen Liquor und Gehirn.- Verh. anat. Ges. (Jena), 53, 162 - 172 (1957).
- Studien am Subkommissuralorgan.- Verh. anat. Ges. (Jena), 56, 392 - 404 (1959/60).
- Über die sekretorische Tätigkeit des Zwischenhirndachs.- Klin. Wschr., 38, 462 - 463 (1960).
- Die Beteiligung der Neuroglia an sekretorischen Leistungen und Stoffwechselvorgängen des Zentralnervensystems unter besonderer Berücksichtigung des Subkommissuralorgans.- Habil.-Diss. Univ. Marburg/Lahn, Med. Fak. - 1960.
- Vergleichende Untersuchungen über die sekretorische Aktivität des Subkommissuralorgans und den Gliacharakter seiner Zellen.- Z. Zellforsch., 54, 549 - 612 (1961).

OKSCHE, A.: Histologische, histochemische und experimentelle Studien am Subkommissuralorgan von Anuren (mit Hinweisen auf den Epiphysenkomplex). Z. Zellforsch., 57, 240 - 326 (1962).

--- Das Subkommissuralorgan des Menschen.- Verh. anat. Ges., Erg.-Bd., 112, 373 - 383 (1963).

OLSSON, R.: The development of Reissner's fibre in the brain of the salmon.- Acta zool. (Stockholm), 37, 235 (1956).

--- Studies on the subcommissural organ.- Acta zool. (Stockholm), 39, 71 (1958).

--- The subcommissural organ. Handström, Stockholm (1958).

--- Subcommissural endyma and pineal organ development in human fetuses. Gen. comp. Endocr., 1, 117 (1961).

--- Reissner's Fibre Apparatus in Its Primitive Condition.- Gen. comp. Endocr., 2, (1962).

OLSSON, R. and WINGSTRAND, K. G.: Reissner's fibre and the infundibular organ in amphioxus - results obtained with GOMORI's chrome alum haematoxylin.- Univ. Bergen Arbok (Publ. Biol. Stat.), 14, 1 - 14 (1954).

PAGET, G. E.: Aldehydthionin: A stain having similar properties to aldehydfuchsin.- Stain Technol., 34, 223 (1960).

PALKOVITS, M.: Zwei karyometrisch unterscheidbare Zelltypen im Subkommissuralorgan der Ratte.- Z. Zellforsch., 55, 845 - 848 (1961).

--- Morphology and function of the subcommissural organ.- Budapest: Akadémiai Kiadó, 1965.

PALKOVITS, M. und FÖLDVARI, I. P.: Antidiuretische Wirkung des Organon subcommissurale.- Acta biol. Acad. Sci. hung., 11, 91 (1960).

--- Die antidiuretische Wirkung des Organon subcommissurale.- Acta endocr., 51 (suppl.), 47, (1960).

--- Effect of the subcommissural organ and pineal body on the adrenal cortex.- Endocrinology, 72, 28 (1963).

PALKOVITS, M., INKE, G. und LUKÁCS, G.: Topographische Beziehungen des menschlichen Subkommissuralorgans zur Epiphyse und ihre funktionelle Bedeutung.- Endokrinologie, 42, 194 (1962).

--- Die Bedeutung der topographischen Beziehungen des Subkommissuralorgans und des Corpus pineale bei der Beurteilung der Wirkung des Epiphysen-Organextraktes.- Z. Naturforsch., 17, 207 (1962).

- PALKOVITS, M., INKE, G. und LUKÁCS, G.: Der Subkommissuralkomplex (Subkommissuralorgan mit seinen Komponenten und Nachbargebilden) des Menschen während der postnatalen Lebensperioden.- Z. mikr.-anat. Forsch., 69, 88 (1962).
- PALKOVITS, M. und WETZIG, H.: Untersuchungen über das Subkommissuralorgan und den Recessus mesocoelicus bei der Sturmmöve *Larus canus* L.- Z. mikr.-anat. Forsch., 68, 612 (1962).
- PASTORI, G.: Morfologia comparata e struttura istologica dell'organa subcommessurale nei mammiferi in rapporto alle sue possibili funzioni.- Contrib. Lab. Psicol. Biol. Univ. Cattolica de S. Cuore, 4, 39 (1929).
- PESONEN, N.: Über das Subkommissuralorgan beim Meerschweinchen.- Acta Soc. Med. Fenn. "Duodecim", 22 A, 53 - 78 (1940).
- Über das Subkommissuralorgan beim Menschen.- Acta Soc. Med. Fenn. "Duodecim", 22 A, 79 - 114 (1940).
- PESONEN, N. und SETÄLÄ, K.: Über die mit dem Subkommissuralorgan zusammenhängende Zellanhäufung.- Acta Soc. Med. Fenn. "Duodecim", 23 A, 46 - 58 (1940).
- PUUSEPP, L. und VOSS, H. E. V.: Studien über das Subkommissuralorgan. I. Das Subkommissuralorgan beim Menschen.- Folia neuropath. eston., 2, 13 - 21 (1924).
- RABL-RÜCKART, H.: Zur onto- und phylogenetischen Entwicklung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische.- Anat. Anz., 2, 549 - 551 (1887).
- REICHOLD, S.: Untersuchungen über die Morphologie des subfornikalen und des subkommissuralen Organs bei Säugetieren und Sauropsiden.- Z. mikr.-anat. Forsch., 52, 455 - 479 (1942).
- REISSNER, E.: Beiträge zur Kenntnis vom Bau des Rückenmarks von *Petromyzon fluviatilis* L. - Arch. Anat. Physiol. 1860, 545 - 588.
- RETZIUS: Ependym und Neuroglia.- Biologische Untersuchungen - N. F. Bd. 2.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik, 15. Aufl. München: Oldenbourg 1948.
- ROSE, J. E.: The ontogenetic development of the rabbit's diencephalon.- J.comp. Neurol., 77, 61 - 129 (1942).

SARGENT, P. E.: Reissner's fibre in the canalis centralis of vertebrates.- Anat. Anz., 17, 33 - 44 (1900).

--- The development and function of Reissner's fibre and its cellular connections; a preliminary paper. Proc. Amer. Acad., Arts and Sci., 36, 445 (1901).

--- The ependymal grooves in the roof of the diencephalon of vertebrates.- Sciences, 17, 487 - 488 (1903).

--- The optic reflex apparatus of Vertebrates for short circuit transmission of motor reflexes through Reissner's fibre; its morphology, ontogeny, phylogeny and function.- Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 45, 129 - 258 (1904).

SAUER, F. C.: The cellular structure of the neural tube.- J. comp. Neurol., 63, 13 - 23 (1935).

SCHARPER, A.: Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Centralnervensystem.- Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, 5, 81 - 132 (1897).

SCHWINK, A. und WETZSTEIN, R.: Die Feinstruktur des Subcommissuralorgans der Ratte in Abhängigkeit vom Alter. VIII. Intern. Anat.-Kongr., Wiesbaden 1965, 110, Stuttgart: G. Thieme 1965.

--- Die Kapillaren im Subcommissuralorgan der Ratte. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Tieren verschiedenen Lebensalters.- Z. Zellforsch., 72, 56 - 88 (1966).

STANKA, P.: Über das Subkommissuralorgan bei Schwein und Ratte.- Z. mikr.-anat. Forsch., 69, 395 - 409 (1963).

--- Untersuchungen über eine Innervation des Subkommissuralorgans der Ratte.- Z. mikr.-anat. Forsch., 71, 1 - 9 (1964).

STANKA, P., BACHMANN, R., SCHWINK, A. u. WETZSTEIN, R.: Elektronenmikroskopische Befunde am Subcommissuralorgan der Ratte.- Verh. Schweiz. Anat., 28. Tagung, Lausanne 1963, in: Acta anat., 55, 406 (1963).

STANKA, P., SCHWINK, A. und WETZSTEIN, R.: Elektronenmikroskopische Untersuchung des Subcommissuralorgans der Ratte. Z. Zellforsch., 63, 277 (1964).

STERBA, G.: Das Subcommissuralorgan von Lampetra planeri (Bloch).- Zool. Jb. Anat. Ontog., 80, 135 - 158 (1962).

STERZI, G.: Il sistema nervosa centrale dei Vertebrati. Padova - 1907.

- STIEDA, L.: Studien über das centrale Nervensystem der Wirbeltiere.- Z. wiss. Zool., 20, 386 (1870).
- STOCHDORPH, O.: Die Gewebsbilder der Hirngewächse und ihre Ordnung. Stuttgart: G. Fischer, 1955.
- Normale und pathologische Anatomie des vegetativen Nervensystems. In: Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie, begr. von KAUFMANN, E., Berlin - 1960.
- STRÖER, W. F. H.: Studies on the diencephalon.
I. The embryology of the diencephalon of the rat. J. comp. Neurol., 105, 1 - 24 (1956).
- STUDNICKA, F. K.: Der "Reissnersche Faden" aus dem Zentralkanal des Rückenmarkes und sein Verhalten in dem Ventriculus (Sinus) terminalis.- Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 36, 1 (1899).
- Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Zentralorgane.- Anat. Hefte, 15, 301 (1900).
- STUTINSKY, F.: Colloide, corps de Herring et substance Gomori positive de la neurohypophyse.- C. R. Soc. Biol., 144, 1357 (1950).
- SUZUKI, Y.: Beiträge zur Anatomie des Epithalamus, besonders der Epiphyse, bei den Primaten.- Arb. anat. Inst. Sendai, 21, 45 (1938).
- TALANTI, S.: Studies on the subcommissural organ in some domestic animals with reference to the secretory phenomena. Ann. Med. exp. Fenn., 36 (Suppl. 9), 1 - 97 (1958).
- Studies on the subcommissural organ of the bovine fetus. Anat. Rec.: 134, 473 - 490 (1959).
- TALANTI, S. und KIVALO, E.: Studies on the subcommissural organ of some ruminants.- Anat. Anz., 108, 53 - 59 (1960).
- TALANTI, S., KIVALO, E. und RINNE, U. K.: The staining properties of the "secretory material" in the subcommissural organ.- Ann. Med. exp. Fenn., 40, 241 (1962).
- TENNYSON, V. M.: The fine structure of the ependymal lining of the aqueduct in young rabbits.- Anat. Rec., 139, 279 (1961).
- TRETJAKOFF, D.: Die Parietalorgane von Petromyzon fluviatilis.- Z. wiss. Zool., 113, 1 (1915).
- TROST, E.: Die Entwicklung, Histogenese und Histologie der Epiphyse, der Paraphyse, des Velum transversum, des Dorsalsackes und des subcommissuralen Organs bei Anguis fragilis, Chalcids ocellatus, Natrix natrix. Acta anat., 18, 326 - 342 (1953).

- TURKEWITSCH, N.: Die Entwicklung der Zirbeldrüse des Menschen.- Morph. Jb., 72, 379 (1933).
- Die Entwicklung der Zirbeldrüse beim Rind (*Bos taurus* L.).- Morph. Jb., 77, 326 - 356 (1936).
- Die Entwicklung des subkommissuralen Organs beim Rind (*Bos taurus* L.).- Morph. Jb., 77, 573 - 586 (1936).
- Eigentümlichkeiten der embryologischen Entwicklung des Epiphysengebietes des Schafes (*Ovis aries* L.).- Morph. Jb., 79, 305 - 330 (1937).
- Eigentümlichkeiten in der Entwicklung des Epiphysengebietes des Kaninchens (*Lepus cuniculus* L.).- Morph. Jb., 79, 634 - 649 (1937).
- UPTON, P. D., DUNIHUE, W., CHAMBERS, W. F.: The subcommissural organ and sodium-potassium excretion.- Anat. Rec., 139, 282 (1961).
- WETZIG, H. und KÄMMERER, D.: Histologische Untersuchungen über das Organon subcommissurale bei verschiedenen Vogelarten.- Morph. Jb., 107, 271 - 280 (1965).
- WETZSTEIN, R., SCHWINK, A. und STANKA, P.: Pericapillar gelegene periodische Strukturen im Subcommissuralorgan bei Ratten.- Naturwissenschaften, 50, 137-138 (1963).
- Die periodisch strukturierten Körper im Subcommissuralorgan der Ratte.- Z. Zellforsch., 61, 493 - 523 (1963).
- WINGSTRAND, K. G.: Neurosecretion and antidiuretic activity in chick embryos with remarks on the subcommissural organ.- Ark. Zool. (Stockholm), 6, 41 - 67 (1953).
- WISLOCKI, G. B. und LEDUC, E. H.: The cytology and histochemistry of the subcommissural organ and Reissner's fiber in the rodents.- J. comp. Neurol., 97, 515 - 544 (1952).
- The cytology of the subcommissural organ, Reissner's fiber, periventricular glial cells and posterior collicular recess of the rat's brain.- J. comp. Neurol., 101, 283 - 310 (1954).
- WISLOCKI, G. B. und ROTH, W. D.: Selective staining of the human subcommissural organ.- Anat. Rec., 130, 125 - 130 (1958).
- WRBA, H.: Befunde aus der Frühentwicklung des Rattenkeimes als Beitrag zur Rhythmik der Entwicklung.- Experientia, 12, 189 - 190 (1956).

L e b e n s l a u f

Am 1. September 1938 wurde ich in Plauen i. Vgtl. als Sohn des selbständigen Textilkaufmanns Gerhard Meinel geboren.

In Plauen besuchte ich von 1945 bis 1949 die Volksschule. 1950 flohen meine Eltern mit meinen vier Geschwistern und mir aus Mitteldeutschland in die Bundesrepublik. Nach mehrmaligem - durch den Aufbau der neuen väterlichen Existenz bedingten - Schulwechsel legte ich 1959 am Gymnasium der Stadt Wertheim a. Main die Reifeprüfung ab.

1959 immatrikulierte ich mich an der medizinischen Fakultät der Universität München. 1960 unterbrach ich mein Studium, um am Werksemester des Evangelischen Studienwerks in Villigst teilzunehmen. Als Stipendiat dieser Studienstiftung setzte ich mein Studium in München bis zur ärztlichen Prüfung (1965) fort.

Bereits während meiner klinischen Studienzeit gab mir Herr Prof. Dr. Bachmann Gelegenheit, mich mit histologischen Methoden und anatomischen Fragen zu befassen. Nach dem Staatsexamen durfte ich die begonnenen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten am Institut für Histologie und experimentelle Biologie der Universität München bis zum Februar 1966 fortführen.

Nach meiner internistischen Medizinalassistentenzeit an der Stiftsklinik Augustinum/München (März - August 1966) arbeite ich als Medizinalpraktikant der Chirurgie und Gynäkologie bzw. Geburtshilfe am Städt. Krankenhaus in Wertheim a. Main.

Albrecht Meinel

Albrecht Meinel

